LF 26
2 ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXI
FASCICULE 3

J.-M. THIBAUD

BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES COLLEMBOLES HYPOGASTRURIDAE ÉDAPHIQUES ET CAVERNICOLES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1970

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome LXI. Fascicule 3. — 1970

BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES COLLEMBOLES HYPOGASTRURIDAE ÉDAPHIQUES ET CAVERNICOLES

par

Jean-Marc THIBAUD
(Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum)

SOMMAIRE

INTRODUCTION 86

MATÉRIEL ET TECHNIQUES 88
I. — Liste des espèces étudiées 88
II. — Récoltes et transport 88
III. — Méthodes d'élevage 89
IV. — Techniques histologiques 89

PREMIÈRE PARTIE : **Données écologiques** 90
I. — Stations de récoltes — Cycles vitaux — Facteurs écologiques 90
II. — Nourriture 103
III. — Prédateurs 103
IV. — Conclusions 104

DEUXIÈME PARTIE : **Morphologie des adultes** 106
I. — **Aspect général** 106
1) Chétotaxie dorsale 106
2) Tégument 107
3) Pigmentation et dépigmentation 107
II. — **Tête** 109
1) Antennes 109
2) Organe postantennaire 109
3) Structure et régression de l'appareil oculaire 110
a) Structure de l'appareil oculaire chez les *Hypogastruridae* à nombre complet de cornéules 110
b) Structure de l'appareil oculaire chez les *Hypogastruridae* à nombre réduit (parfois nul) mais fixe de cornéules 111
c) Structure de l'appareil oculaire chez les *Hypogastruridae* à nombre réduit et variable de cornéules 114
d) Développement postembryonnaire de l'appareil oculaire 117
e) Conclusions 117
III. — **Thorax** 118
1) Les pattes 118
2) La griffe 119

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

IV. — **Abdomen** 119
1) Tube ventral 119
2) Rétinacle 119
3) Furca 119
4) Orifices génitaux 120
5) Valvules et Epines anales 120

V. — **Conclusions** 120

TROISIÈME PARTIE : **Données biologiques** 123

I. — **Cycle vital, longévité et rythme d'activité** 123
II. — **Etude de la reproduction** 124
1) Chronologie du fonctionnement testiculaire 124
2) Chronologie du fonctionnement ovarien 125
3) Ponte, Œuf et Fécondité 127
a) Ponte 127
b) Œuf et Fécondité 127

III. — **Développement embryonnaire** 130
1) Durée du développement embryonnaire 130
2) Evolution des œufs 130
3) Eclosion 132

IV. — **Développement postembryonnaire** 132
1) Durée du développement postembryonnaire 132
a) Etude de la durée du premier stade 132
b) Etude de la durée des stades juvéniles suivants 133
2) Etude du développement postembryonnaire du point de vue morphologique, chétotaxique et de la croissance linéaire 133
a) Croissance postembryonnaire de *Ceratophysella bengtssoni* 133
b) Croissance postembryonnaire de *Ceratophysella engadinensis* et de *C. denticulata* 139
c) Croissance postembryonnaire de *Schaefferia coeca* 140
d) Croissance postembryonnaire de *Typhlogastrura balazuci* 143
e) Conclusions 146

V. — **Cycle d'intermue des adultes** 147
1) L'intermue des adultes 148
2) Description de l'exuviation 148
3) Critères des étapes du cycle d'intermue 149
a) Division de l'intermue en 3 étapes d'après l'alimentation 149
b) Subdivision en 2 phases de la 1re étape de jeûne 149
c) Subdivision en 2 phases de la 2e étape de jeûne 150
d) Conclusions 150
4) Cycle du tube digestif lors de l'intermue 150
a) Etude anatomique du tube digestif de *Typhlogastrura balazuci* 151
b) Evolution histologique du tube digestif de *Typhlogastrura balazuci* lors du cycle d'intermue 152
c) Evolution histologique du tube digestif de *Schaefferia coeca* lors du cycle d'intermue 154
d) Evolution histologique du tube digestif de *Ceratophysella engadinensis* et de *C. bengtssoni* lors du cycle d'intermue 154
e) Conclusions 154
5) Cycle de l'appareil génital lors de l'intermue 155
a) Fonctionnement ovarien lors de l'intermue 155
b) Emission des spermatophores lors de l'intermue 156

VI. — **Conclusions** 156

QUATRIÈME PARTIE : **Influence des facteurs du milieu** 160

I. — **Action des facteurs externes sur le développement embryonnaire** 161
1) Action de la température sur la durée du développement embryonnaire 161
a) Température léthale inférieure 161
b) Température léthale supérieure 161
c) Durée moyenne du développement des œufs placés à différentes températures constantes 162

Source : MNHN, Paris

d) Optimum thermique 164
e) Durée moyenne du développement des œufs placés à deux températures alternées 166
2) Action de l'humidité sur la durée du développement embryonnaire 166
3) Action de la lumière 166
4) Conclusions 166

II. — **Action des facteurs externes sur le développement postembryonnaire** 167
1) Action de la température sur la durée du développement postembryonnaire 167
a) Température létbale inférieure 168
b) Température léthale supérieure 168
c) Durée moyenne du premier stade soumis à différentes températures constantes 168
d) Durée moyenne des stades juvéniles suivants soumis à différentes températures constantes 169
e) Optimum thermique 171
2) Action de l'humidité sur la durée du développement postembryonnaire 172

III. — **Action des facteurs externes sur le cycle d'intermue des adultes** 173
1) Action de la température sur l'intermue de l'adulte 173
a) Température léthale inférieure 173
b) Température léthale supérieure 174
c) L'intermue moyen chez l'adulte soumis à différentes températures constantes 175
d) Optimum thermique 177
e) L'intermue moyen chez l'adulte soumis à deux températures alternées 177
2) Action de l'humidité sur la vie de l'adulte 177
a) Durée de survie et humidité relative de l'air 177
b) Application du concept de disponibilité en eau d'après VANNIER 178
3) Vie épineustique et aquatique 181
4) Action de la lumière et photostimulus 182
5) Action du jeûne 183
6) Conclusions 183

IV. — **Action des facteurs internes sur le cycle d'intermue des adultes** 184
1) Influence de l'ablation de l'antenne sur l'intermue 185
2) Influence de l'ablation des pattes sur l'intermue 185
3) Influence de l'âge 186
4) Influence de l'état sexuel 186

V. — **Action des facteurs externes sur la reproduction** 186
1) Influence de la température sur la ponte 186
a) Température limite inférieure de la ponte 186
b) Température limite supérieure de la ponte 186
c) Fécondité moyenne des femelles soumises à différentes températures constantes 186
2) Influence de l'humidité relative sur la ponte 187

CONCLUSION 187
RÉSUMÉ 189
SUMMARY 193
ZUSAMMENFASSUNG 195
BIBLIOGRAPHIE 197

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Avant de présenter ce travail, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont aidé dans son élaboration.

Ma gratitude va tout d'abord à M. le Professeur Delamare Debouteville qui, m'ayant fait nommer Assistant au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Nancy, m'a initié à l'étude des Collemboles et n'a cessé, depuis lors, de me faire profiter de ses judicieux conseils et encouragements, à Nancy puis au Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum, à Brunoy.

Je suis trés reconnaissant à M. le Professeur Possompès de m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury, ainsi qu'à M. le Doyen Bergerard qui a bien voulu en faire partie comme ce fut aussi le cas lors de mon diplôme ; tous deux m'ont fait apprécier la Zoologie par leur excellent enseignement quand j'étais étudiant à la Faculté.

Je tiens également à témoigner ma vive gratitude à M. le Professeur Vandel, membre de l'Institut, qui m'a toujours aimablement accueilli au Laboratoire souterrain de Moulis lors de mes nombreux séjours, s'est intéressé à ma recherche et m'a fait, lui aussi, l'honneur d'être membre du jury.

J'exprime mon amicale reconnaissance à M. et Mme Juberthie, maîtres de recherche au C.N.R.S., pour l'aide scientifique qu'ils m'ont prodiguée et pour leur sympathique accueil et à M. le Professeur Cassagnau qui m'a toujours très bien conseillé.

Mes remerciements vont aussi à mes collègues des Laboratoires de Brunoy et Moulis pour leur aide, leurs encouragements et conseils amicaux, particulièrement M. Zaher Massoud, chargé de recherche, qui de plus m'a aimablement communiqué les photos au Stéréoscan et M. Guy Vannier, chargé de recherche, avec qui entre autre, fut testé le guano.

Je n'oublie pas M. Andrieux, ingénieur de recherche au C.N.R.S., pour ses renseignements climatologiques, et M. Bouillon, biologiste adjoint au C.N.R.S. qui, lors de mes nombreuses expéditions souterraines, fut toujours un guide sûr et compétent. Je ne saurais oublier M. Poivre, dessinateur principal au C.N.R.S., qui est responsable de la plupart des graphiques ; je le remercie d'avoir accordé son talent à cette collaboration sur un sujet difficile.

Je n'oublie pas non plus les techniciens, spécialement Mlle Savary, pour leur aide dévouée et tout le personnel des divers laboratoires que j'ai fréquentés.

Enfin, j'adresse mes affectueux remerciements à mes parents, à ma sœur et à ma femme pour leurs encouragements et l'aide qu'ils m'ont apportée au cours de ce travail.

Les travaux sur la biologie et l'écologie des Collemboles sont nombreux et variés. Mais ils traitent, pour la plupart, d'une ou deux espéces seulement ou encore de plusieurs mais prises dans des familles diverses. Nous pensons qu'il faut se méfier des généralisations hâtives et que, dans l'état actuel de nos connaissances sur la faune du sol, il est intéressant d'étudier la biologie et l'écologie de plusieurs espèces appartenant à une seule et même famille. Nous étudierons ici les *Hypogastruridae* Börner, 1913. Nous avons aussi jugé qu'il serait intéressant d'axer ce travail sur une comparaison entre des espèces édaphiques et des espèces cavernicoles.

Il convient tout d'abord de situer les *Hypogastruridae* dans l'ordre des Collemboles.

Les Collemboles se caractérisent par la possession d'une tête et de 9 segments postcéphaliques. Ils sont entotrophes, leurs pièces buccales se trouvant dans une cavité (l'atrium) à l'intérieur de la tête. Les antennes se composent en général de quatre segments. La tête porte normalement 16 ommatidies placées en 2 groupes égaux de chaque côté et en arriére du premier article antennaire, mais ce nombre est souvent plus réduit. En avant de chaque tache oculaire se trouve un organe postantennaire. Le thorax comprend 3 segments portant chacun une paire de pattes. L'abdomen est formé de 6 segments : le premier porte le tube ventral, le troisième le rétinacle, le quatriéme la furca, le cinquième le mamelon génital sur lequel s'ouvre l'orifice sexuel et le

Source : MNHN, Paris

sixième 3 valvules entre lesquelles débouche l'orifice anal ; ce dernier segment porte en outre une paire d'épines anales.

Il y a 2 sous-ordres chez les Collemboles : les *Arthropleona* Börner, 1901 à corps allongé et bien segmenté et les *Symphypleona* Börner, 1901 à corps globuleux avec plusieurs segments fusionnés.

Les Arthropléones se subdivisent en 2 sections. Les *Poduromorpha* Börner, 1913 chez lesquels le prothorax est bien visible dorsalement et porte au moins une paire de soies dorsales ; le tube ventral est court. Les *Entomobryomorpha* Börner, 1913, dont le prothorax réduit, caché dorsalement sous le mésothorax, ne porte pas de soie ; le tube ventral est souvent allongé et la furca déplacée vers l'arrière.

Les Poduromorphes se subdivisent en 4 familles : les *Poduridae*, avec une seule espèce *Podura aquatica*, sont les seuls Poduromorphes à tête hypognathe et à longue furca dépassant le tube ventral ; les *Onychiuridae*, possédant des papilles protectrices à l'organe antennaire III et des pseudocelles, ont un tégument dépigmenté, une furca très réduite ou absente et pas d'ommatidies ; les deux dernières familles, les *Neanuridae* et les *Hypogastruridae* se caractérisent par l'absence de papilles protectrices à l'organe antennaire III et de pseudocelles ; elles se différencient par leurs pièces buccales : chez les *Neanuridae*, elles sont de type suceur alors que chez les *Hypogastruridae*, elles sont de type broyeur comme chez la plupart des Collemboles.

Les *Hypogastruridae* sont des espèces édaphiques au sens large. Elles font partie de l'hémiédaphon et de l'euédaphon au sens de Gisin (1943) ou des espèces édaphophiles et édaphobies au sens de Cassagnau (1961) ; ces genres inféodés au sol comportent un certain nombre d'espèces « cavernicoles ». L'étude de la biologie des espèces de cette famille doit donc être faite en fonction de leurs biotopes, de leur position phylétique et de leur morphologie. Pour cela, une étude des biotopes, des cycles vitaux, de la nourriture et des prédateurs a été poursuivie sur le terrain. Une deuxième partie est consacrée à la morphologie des adultes portant plus spécialement sur les appendices, la pigmentation, l'appareil visuel et sa régression. Les principales données biologiques portent sur les cycles vitaux, la longévité, la reproduction, le développement embryonnaire et postembryonnaire, le cycle d'intermue chez l'adulte, l'ovogenèse et la spermatogenèse. Enfin, une dernière partie expérimentale, axée sur l'influence des facteurs du milieu et des facteurs internes, permet de mettre en évidence les différences entre espèces édaphiques et « cavernicoles ».

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — Liste des espèces étudiées

Genre *Hypogastrura* Bourlet, 1839 :
Hypogastrura purpurescens (Lubbock, 1867),
» *tullbergi* (Schäffer, 1900).

Genre *Ceratophysella* Börner, 1932 :
Ceratophysella armata (Nicolet, 1841),
» *bengtssoni* (Ågren, 1904),
» *cavicola* (Börner, 1901),
» *denticulata* (Bagnall, 1941),
» *engadinensis* (Gisin, 1949),
» *tuberculata* Cassagnau, 1959.

Genre *Schaefferia* Absolon, 1900 :
Schaefferia coeca (Cassagnau, 1959),
» *decemoculata* (Stach, 1939),
» *pouadensis* Delamare, 1945,
» *quadrioculata* (Stach, 1939),
» *willemi* (Bonet, 1930).

Genre *Typhlogastrura* Bonet, 1930 :
Typhlogastrura balazuci Delamare, 1951.

Genre *Schoettella* Schäffer, 1896 :
Schoettella ununguiculata (Tullberg, 1869).

Genre *Mesogastrura* Bonet, 1930 :
Mesogastrura libyca (Caroli, 1914),
» *ojcoviensis* (Stach, 1918).

Genre *Mesachorutes* Absolon, 1900 :
Mesachorutes quadriocellatus Absolon, 1900.

Genre *Acherontiella* Absolon, 1913 :
Acherontiella cassagnaui Thibaud, 1967,
» *variabilis* Delamare, 1948.

Nous avons là un ou plusieurs représentants de chaque genre considéré comme édaphique ou « cavernicole » de la famille des *Hypogastruridae*. Toutes ces espèces ont fait l'objet d'élevage depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte.

II. — Récoltes et transport

Les récoltes ont été effectuées à vue au pinceau ou par prélèvement de terre, de mousse ou de guano. Dans ce cas le volume total des différents échantillons a toujours été identique (échantillons de 5 × 10 × 10 cm, soit : 500 cc), afin de pouvoir comparer les résultats. Ces prélèvements et les petites boîtes plastiques à fond argileux contenant les animaux ont été placés dans des bacs en polystyrène expansé avec de la glace fondante puis rapportés au laboratoire. Nous n'avons jamais eu de mortalité durant le transport.

Les relevés de température ont été faits avec des thermomètres de précision posés sur le sol (± 0, 1 °C). En effet, pour ces animaux hauts sur patte de 1mm en moyenne, plus important

Source : MNHN, Paris

que le climat général de la grotte est le microclimat de la couche d'air de 1 mm d'épaisseur dans laquelle ils vivent. D'ailleurs, pour toutes les grottes étudiées, nos stations sont toujours assez éloignées de l'entrée pour que les variations thermiques et hygrométriques soient relativement peu sensibles. Nous donnerons pour chaque station, la température moyenne annuelle, ses amplitudes absolues, l'humidité relative moyenne de l'air à 5 cm du sol et ses amplitudes absolues. L'humidité a été mesurée avec un psychromètre à aspiration de Assmann (± 2% d'humidité relative d'erreur).

III. — Méthodes d'élevage

Les populations des prélèvements ont été extraites par la méthode de *l'entonnoir sec* au laboratoire et ceci à 15 ou 20 °C ; le guano de la grotte de la Fagale (Ariége) a été étudié en collaboration avec M. G. Vannier sur l'extracteur automatique à programmation (Vannier, 1964 et 1967).

Une fois les animaux extraits, nous les avons mis en élevage ; pour cela nous avons utilisé des flacons en verre pyrex de 7,5 cm de hauteur et de 7 cm de diamètre avec un fond de 1 à 2 cm d'épaisseur constitué par un mélange de 50% de plâtre de Paris et 50% d'argile de grotte préalablement séchée et réduite en poudre. Après avoir incorporé de l'eau, on laisse prendre le mélange tout en tapotant les flacons afin d'éliminer les bulles d'air qui formeraient de petits cratéres néfastes à la bonne observation des œufs et des jeunes. Dans certains cas, on ajoute du charbon actif pour teinter en gris le mélange. L'argile et le charbon actif absorbent les vapeurs toxiques du plâtre et augmentent son pourcentage de saturation. Le flacon est fermé par une feuille de plastique fixée par des élastiques. De petits flacons en plastique (H : 5 cm ; ∅ : 3 cm, ou H : 2,5 ; ∅ : 4,5) ont été utilisés pour des animaux isolés, des œufs ou des jeunes.

La nourriture habituelle de nos élevages, en dehors des expériences de préférendum nutritif, est constituée par de la levure de boulanger séchée. Cette levure peut être teintée par des colorants employés en diététique (M. K. Christiansen, non publié). Cette levure colorée, ingérée par les animaux est parfaitement visible tout le long du tube digestif et permet de savoir si l'animal est à jeun ou non et donc, nous le verrons plus loin, s'il va muer ou non. Cette technique est intéressante pour l'étude du cycle d'intermue.

Les flacons d'élevage sont placés, soit :

— dans un réfrigérateur où la température est toujours maintenue à + 10 °C ± 1 °C,
— dans une chambre climatisée de 0 °C à + 50 °C,
— dans une chambre froide dont la température limite descend jusqu'à — 30 °C,
— dans un polythermostat à 8 cases (— 2 °C à + 35 °C).

Ces appareils sont contrôlés par des thermométres de précision et par des thermographes. Le polythermostat est contrôlé en permanence par un enregistreur à 8 pistes.

Les élevages sont effectués en atmosphère saturée sauf pour l'étude des humidités relatives (H.R.) diverses : ces dernières expériences sont faites dans des dessiccateurs remplis de solutions saturées de divers sels donnant des H.R. différentes. Pour une température de 10 °C nous avons : Actigel = 0% ; NaOH = 5,5% ; LiCl-H_2O = 13,5% ; $CaCl_2$-$6H_2O$ = 38% ; Mg $(NO_3)_2$-$6H_2O$ = 58% ; NaCl = 76,5% ; NH_4Cl = 79% ; Na_2SO_4-$10H_2O$ = 93% ; et K_2SO_4 = 98,5% (P. W. Winston & D. H. Bates, 1960). Ceci est contrôlé par un psychrométre à aspiration de Assmann (± 2% d'H.R. d'erreur) adapté aux dessiccateurs.

Dans le polythermostat la plupart des élevages ont été placés à l'obscurité, les flacons étant recouverts d'un cache en carton, alors que quelques autres l'ont été en éclairage normal.

IV. — Techniques histologiques

Les animaux sont fixés *in toto* au liquide de Bouin, de Bouin-Duboscq ou de Carnoy. Aprés passage dans 2 bains de salicylate de méthyle, ils sont inclus à la paraffine et débités en coupes sériées de 7 μ d'épaisseur. Les coupes ont été colorées au bleu alcian-hémalun-phloxine (Herlant, 1958) ou à l'hémalun-éosine-vert lumière. Chez quelques espèces, des imprégnations argentiques selon la méthode de Holmes (1947) adaptée aux Arthropodes (Larsen, 1960 et Juberthie, 1964) ont été appliquées.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

DONNÉES ÉCOLOGIQUES

I. — STATIONS DE RÉCOLTES — CYCLES VITAUX FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Pour les espèces « cavernicoles » nous adoptons la terminologie classique de Schiner (1854), revue par Racovitza (1907), qui est encore à l'heure actuelle la plus pratique. Elle est fondée sur les liens existants entre le milieu et la faune et comprend les 3 catégories suivantes : les *troglobies :* formes strictement inféodées aux grottes ; les *troglophiles :* formes fréquentant les grottes, mais que l'on rencontre aussi au dehors ; les *trogloxènes :* hôtes occasionnels. Nous isolons des troglophiles la catégorie des *guanobies* formes vivant dans les grottes, quasi-exclusivement dans le guano et qui sont pour la plupart aussi des *pholéophiles* (formes commensales vivant de préférence dans des terriers) ; Delamare Deboutteville a insisté à plusieurs reprises sur les *lignées xénophiles* recherchant les milieux riches en azote et dont la filiation va depuis les termitières et les fourmilières jusqu'aux guanos (1948 et 1952). Dans cet esprit nous ajouterons la catégorie des *guanophiles* créée pour les espèces hémiédaphiques attirées par les sols riches en azote : fumier, terreaux et en particulier guano des grottes.

Pour les espèces « édaphiques » au sens large, nous adoptons la classification de Gisin (1943), revue et complétée par Christiansen (1964) ; elle est fondée sur la morphologie et correspond, en général, assez bien à l'écologie de ces animaux. Nous avons ainsi : les *épigées* avec 8 + 8 cornéules, pigmentation bien développée, antenne et furca longues (espèces vivant sur les macrophytes) ; les *hémiédaphiques* avec 8 + 8 cornéules, pigmentation bien développée, antennes moyennes (avec des espèces *hydrophiles* peuplant la surface de l'eau, des espèces *mésophiles* peuplant les couches superficielles du sol et des espèces *xérophiles* peuplant écorces, mousses, lichens, donc en général des milieux plus secs) ; les *euédaphiques* avec un nombre de cornéules réduit, parfois nul, un corps peu ou pas pigmenté, des antennes courtes (espèces peuplant les couches profondes du sol).

Cassagnau (1962) propose une classification des animaux du sol fondée sur les liens plus ou moins lâches existant entre le milieu et sa faune, sur le modèle de celle établie pour les animaux « cavernicoles » : *édaphobies :* espèces strictement liées au sol et à ses annexes, quel que soit l'horizon envisagé ; *édaphophiles :* espèces vivant fréquemment dans le sol, mais pouvant peupler des milieux différents ; *édaphoxènes :* espèces étrangères au sol, s'y rencontrant accidentellement (espèces de l'atmobios : espèces épigées).

1) **Hypogastrura purpurescens** (Lubbock, 1867)

a) Mine de Maron-Val-de-fer (Chavigny, Meurthe-et-Moselle). — Les jeunes et les adultes sont présents toute l'année (1962 et 1963) sur des bois pourris à terre ou sur des poteaux de bois en place qui sont toujours très humides ; les pontes sont logées dans les fentes. L'humidité est à saturation ou proche de la saturation toute l'année ; la température est comprise entre 9 et 11 °C.

b) Forêt de Haye (Meurthe-et-Moselle). — Extraction de mousses et de litière bien abritées (novembre 1961 à mai 1963). Les adultes et les jeunes sont rares de mai à septembre ; les jeunes sont abondants de septembre à mars (période des pontes) et les adultes d'octobre à avril.

Source : MNHN, Paris

De septembre à avril la température moyenne de la mousse ou la litière à — 3 cm est de 8 °C (amplitude : de 0 à 13 °C) ; l'humidité relative est proche de la saturation.

c) Parc dans la commune de Monceaux-le-Comte (Nièvre). — Etude de deux stations : l'une, constituée par des mousses sur un toit d'ardoise en pente (milieu nu, non protégé, à variations thermiques fortes) ; l'autre, formée par de l'humus et des mousses au fond d'un bac à l'ombre de grands arbres (forte humidité quasi-constante). Dans la première station, l'espèce n'est présente que de septembre à mars. Dans la seconde, les jeunes et les adultes se rencontrent toute l'année (sauf en période de grande chaleur en juillet-août) et peuvent recoloniser la première station.

Cette espèce cosmopolite (Europe, Amérique du Sud) se rencontre dans l'humus, les mousses, la terre humide et sur des matières organiques en décomposition ; c'est une espèce *hémiédaphique*. Les individus sont nombreux en hiver, par temps humide et froid ; cela confirme les données de Cassagnau et Rouquet (1962). On la rencontre aussi toute l'année, dans de nombreuses grottes et mines, sur du bois ou de la matière organique ; c'est une espèce *troglophile*.

2) **Hypogastrura tullbergi** (Schäffer, 1900)

Nous l'avons trouvée sur de petites mousses dans les interstices des marches du petit Château au laboratoire d'Ecologie à Brunoy (Essonne). Les adultes sont présents de juillet à novembre. En octobre, leur nombre diminue et seulement 10% environ passent l'hiver. Les jeunes se rencontrent d'avril à juin. La ponte a lieu en septembre-octobre. Les œufs sont ici la forme d'hivernage. Nous en avons d'ailleurs gardé pendant sept mois à 0 °C ; placés à 14 °C, ils sont éclos 3 jours après. C'est une espèce qui n'a qu'une génération par an. Nous avons vu ces animaux actifs la nuit par un temps humide et doux. Cette station a été détruite en 1969 par des travaux de réfection.

Cette espèce se trouve en Europe centrale et méridionale, en plaine et en montagne, par grosses colonies assez bien localisées, surtout dans la mousse et la litière ou l'humus. C'est une espèce *hémiédaphique*. Elle n'a jamais été trouvée dans des cavernes.

3) **Ceratophysella armata** (Nicolet, 1841)

a) Bois de Chaudeney (Chaudeney, Meurthe-et-Moselle) et Bois de l'Evêque (Pierre-la-Treiche, Meurthe-et-Moselle). — Très abondante sur les lamelles de champignons en octobre-novembre.

b) Laître-Sous-Amance (Meurthe-et-Moselle). — Peu nombreuse dans de l'humus de sous-bois de septembre à décembre.

c) Forêt de Haye (Meurthe-et-Moselle). — Dans l'humus, les adultes sont présents de septembre à avril.

Cette espèce cosmopolite vit en plaine, surtout en forêt dans de l'humus et en montagne jusqu'à 2 000 m. En automne, on la rencontre sur les lamelles de champignons, spécialement des Agaricacées et des Russulacées, en très importantes populations. C'est une espèce *hémiédaphique*. Elle est connue de grottes et de mines d'Angleterre, d'Irlande, de Belgique et de France (Vosges) ; nous pouvons la considérer comme *troglophile*.

4) **Ceratophysella bengtssoni** (Ågren, 1904)

a) Grotte du Mont-de-Chac (Saleich, Haute-Garonne). — Jeunes et adultes présents toute l'année dans du guano.

b) Grotte de Tourtouse (Tourtouse, Ariège). — Jeunes et adultes présents toute l'année dans du guano et sur des bois morts humides.

Source : MNHN, Paris

c) Grotte d'Aubert (Moulis, Ariége). — Dans cette vaste caverne (200 m de long, 20 à 30 m de large et 10 à 15 m de haut), *C. bengtssoni* vit sur et dans les tas de guano de Chauves-souris (Rhinolophes et Minioptères) situés dans la deuxiéme grande salle obscure derrière un gros pilier stalagmitique. La température à la surface du guano varie annuellement de 9 à 11 °C ; l'humidité relative de l'air est toujours proche de la saturation. Le guano a une grande capacité de rétention en eau : il est très humide (de 300 à 400 % d'eau par rapport au poids sec).

Dans nos expériences d'extraction (1963 à 1968), nous avons toujours trouvé à peu près la même quantité de jeunes et d'adultes tout au long de l'année (60 % d'adultes).

On trouve aussi sur le guano : *Onychiurus minutus* Denis, 1931 et, plus rarement, *Pseudosinella duodecimpunctata* Denis, 1931.

Les prédateurs sont nombreux dans cette grotte : Coléoptères *Trechidae : Aphaenops, Hydraphaenops* et *Geotrechus, Pterostichidae : Ceutosphodrus ;* Chilopodes : *Lithobius ;* Acariens : *Eugamasus ;* Opilions : *Ischyropsalis, Nemastoma* et *Scotolemon.*

Cette station a été trés endommagée par de la paille enflammée et par le massacre de la colonie de Chauves-souris effectué par des vandales en 1968.

d) Nous avons aussi trouvé *C. bengtssoni* dans les tas de fumier de deux fermes sur la route montant vers le Cap de la Bouiche (Moulis, Ariége). Les jeunes et les adultes sont présents de mars à octobre-novembre (Milieu toujours très humide ; température de 6 à 16 °C).

Cette espéce européenne préfére les sols riches en azote, les terreaux, les fumiers ; on la rencontre aussi dans les mousses et l'humus. En montagne, on la trouve jusqu'à 2 500 m. C'est une espéce muscicole et humicole *hémiédaphique.* On la trouve aussi dans le guano de différentes grottes : c'est une *guanophile,* mais surtout une *nitrophile.*

5) **Ceratophysella cavicola** (Börner, 1901)

Grotte de Monte-Cucco (Sigillo-Perugia, Italie ; réc. C. Dottorini, 1965 et 1966). — Adultes et jeunes présents toute l'année. Cette espéce se rencontre dans certaines grottes d'Europe centrale, d'Italie, de Yougoslavie ; sous les pierres et dans les mousses en montagne de 2 000 à 2 500 *m.* C'est une *hémiédaphique* et une *troglophile.*

6) **Ceratophysella denticulata** (Bagnall, 1941)

a) Grotte de Betharam (Arthez-d'Asson, Pyrénées-Atlantiques). — Jeunes et adultes présents toute l'année dans des plaques de guano éparses.

b) Grotte de la Fagale (Aigues-Juntes, Ariége). — Pour l'étude de cette cavité se référer à l'espéce *Mesachorutes quadriocellatus.* Jeunes et adultes présents toute l'année.

c) Haute vallée du Ribérot (Ariége). — Nous avons trouvé des adultes et quelques jeunes, dans des mousses toujours humides et froides dans des excavations rocheuses, d'août à octobre 1968 et en avril 1969.

d) Prairie dans la commune de Monceaux-le-Comte (Niévre). — Dans la terre les jeunes sont présents de mai à novembre ; les adultes surtout de juillet-août à avril ; ils diminuent de mai à juillet. Il y a une génération par an. La période de ponte s'étend de mai à octobre.

Cette espéce cosmopolite est abondante dans les sols de prairie, dans les mousses humides, dans les fumiers ; elle aime les endroits tiédes et trés humides ; on la rencontre parfois en montagne jusqu'à 2 800 m. C'est une espéce muscicole, humicole, *hémiédaphique.* On la rencontre dans des grottes, entre autres, en France et en Italie, généralement sur du guano ou autres matiéres organiques : c'est une *guanophile.*

7) **Ceratophysella engadinensis** (Gisin, 1949)

a) Grotte de Moulis (Moulis, Ariége). — Cette espéce a certainement été introduite avec le sable apporté pour des travaux dans la grotte-laboratoire (445 m d'altitude) en 1963.

Source : MNHN, Paris

Dans la galerie, avant le sas 111 vers la salle d'argile (260 m de l'entrée environ), nous avons capturé, sur des appâts au fromage posés sur la paroi stalagmitée humide, de nombreux individus jeunes et adultes, quelle que soit la période de l'année. Les températures varient environ annuellement de 11 à 12,5 °C dans cette partie de la grotte (moyenne : 11,5 °C) et l'humidité de l'air est toujours à saturation ou très proche.

b) Grotte de la Carrière de Riverenert, située à 500 m d'altitude dans la commune de Riverenert (Ariège). — La température moyenne annuelle à la surface du guano de la salle terminale (20 m de long, 6 m de large et 8 m de haut), située à 12 m de l'entrée, est de 11 °C avec une amplitude de 6 °C (8 à 14 °C) ; l'humidité relative varie de 93 à 100%. C'est une grotte en effet peu profonde, à large ouverture (5 m de haut, 6 m de large), au pied d'nn flanc de carrière. Les jeunes et les adultes (60% environ) sont présents toute l'année dans et sur le guano humide (200 à 400% d'eau) de Minioptères. L'on trouve aussi dans cette caverne : *Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901), *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, *Oncopodura* sp., *Pseudasinella impediens* Gisin et Gama, 1969 et *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860).

c) Vallée du Nert (Ariège). — Dans la terre humide jusqu'à — 6 cm près d'un abreuvoir, dans un milieu bien abrité du soleil par des arbustes, nous avons trouvé des jeunes *C. engadinensis* de mai à septembre et des adultes de juillet à décembre et de mars à juin.

Cette espèce d'Europe se rencontre dans la mousse humide, la terre de prairie et l'humus de forêt. C'est une espèce *hémiédaphique*. Dans les grottes, on la trouve sur du guano, des débris organiques ou de la terre ; c'est aussi une espéce *traglophile* et *guanophile*.

8) **Ceratophysella tuberculata** Cassagnau, 1959

Nous l'avons trouvée au Port d'Aula dans le massif du Mont Vallier (Ariége) de 1 800 à 2 200 m dans de la mousse humide et de 1 600 à 1 800 m dans de l'humus de sous-bois.

C'est une espèce *hémiédaphique* trouvée, jusqu'à maintenant, seulement dans les Pyrénées.

9) **Schaefferia coeca** Cassagnau, 1959

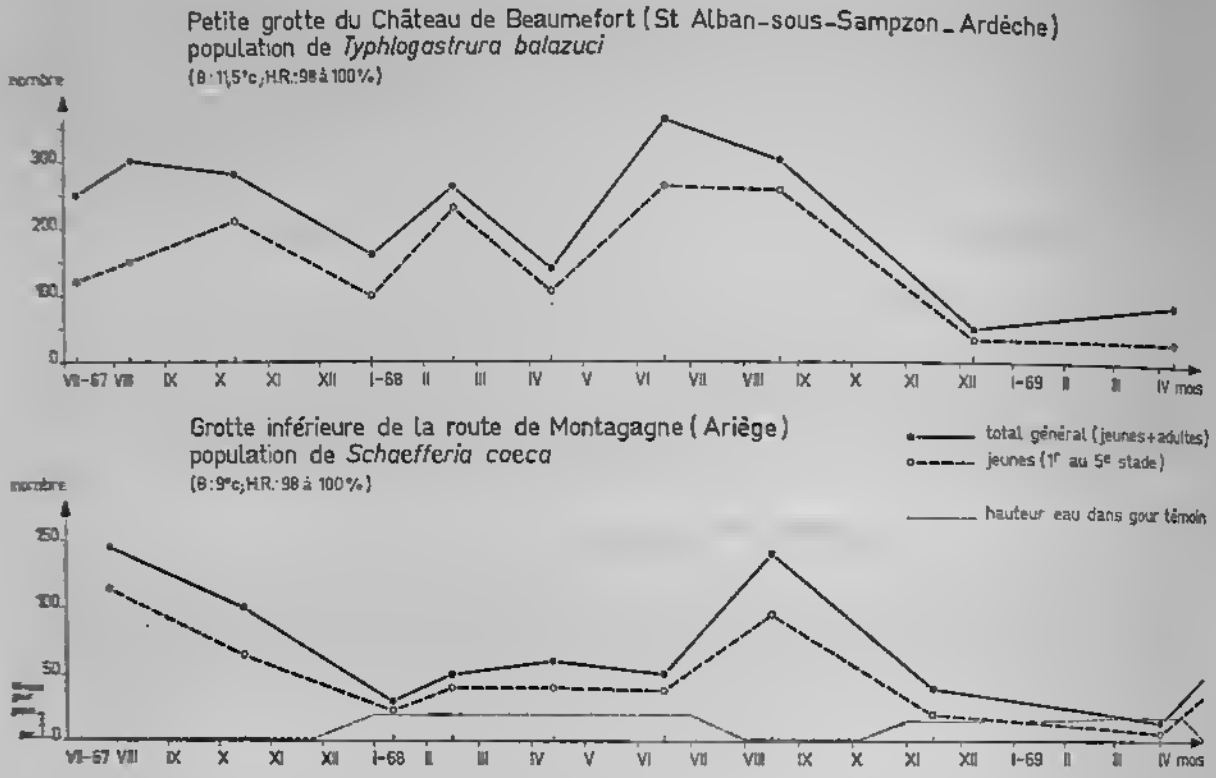
a) Grotte inférieure de la route de Montagagne (Ariège). — Cette grotte-couloir (100 m de long environ, 3 à 5 m de large et 1 à 2 m de haut) située à 555 m d'altitude environ, s'ouvre sur un flanc nord ; elle est divisée en deux parties par un petit lac permanent (long de 14 m environ) situé à 20 m de l'entrée (planche 1). Nous n'avons jamais rencontré *S. coeca* dans la partie profonde après le lac. Notre étude porte sur la partie comprise entre l'entrée et ce lac, soit sur 18 m de galerie environ. Nous avons divisé cette partie en six zones de récolte qui furent effectuées à vue tous les 2 mois pendant plus d'un an. La température moyenne de notre station la plus profonde (16 m de l'entrée) est de 9 °C au sol avec une amplitude annuelle de 3 °C (8 à 11 °C). L'humidité relative de l'air varie de 98 à 100%. De décembre à mars-avril, l'eau ruisselle continuellement depuis le plafond sur les parois de l'entrée, le niveau du lac monte, les gours sont pleins et se déversent les uns dans les autres, puis l'eau s'enfonce dans des fissures très étroites. Nous avons mesuré le niveau du lac sur un point de repère et le niveau d'un gour témoin. Les indications de ces deux niveaux concordent.

A l'entrée, sur un petit promontoire, se trouve un nid de Loirs (*Glis glis*) au-dessous duquel nous récoltons des *S. coeca* sur les excréments de ces Rongeurs. Des racines pendent du plafond, le sol est alors très proche. En nous enfonçant dans la caverne, nous rencontrons les *S. coeca*, soit marchant sur l'eau des gours qu'ils arrivent à quitter, soit déambulant sur les parois, le plancher ou les stalactites et stalagmites recouverts d'un film d'eau.

Nous présentons dans le graphique 1 nos récoltes (26-VII, 14-X-67 ; 10-I, 15-II, 12-IV, 14-VI, 16-VIII, 16-XI-68 et 31-III-69). Nous donnons le nombre total de *S. coeca* récoltés et celui des jeunes, c'est-à-dire celui des individus du 1er au 5e stade compris : pour cette division, nous nous fondons d'abord sur la taille des animaux en les séparant en 3 catégories (petits, moyens et grands) puis, à l'intérieur de celles-ci, nous en étudions 25% au microscope afin de

Source : MNHN, Paris

les rattacher à un stade précis : du 1er au 5e ou au 6e et suivants. Cela est possible grâce à une étude préalable du développement postembryonnaire de l'espèce qui permet de reconnaître tous les stades par des mesures et par l'étude de la chétotaxie. Nous avons aussi porté sur le graphique le niveau du gour témoin.



Graphique 1.

Nons constatons que la population, qui comprend toute l'année des jeunes et des adultes (35% en moyenne), est dense de juillet à octobre. Elle diminue en novembre et est faible de décembre à juin. Ces derniers mois sont ceux pendant lesquels la grotte ruisselle et les animaux, entraînés de gour en gour, disparaissent dans les fentes très étroites du niveau inférieur. La population est en partie renouvelée par un apport extérieur de jeunes et d'adultes venant du sol par le plafond de la grotte près de l'entrée. Nous avons en effet trouvé des *S. coeca* dans la terre au-dessus de la grotte. Il y a 60% de femelles environ dans cette population.

Nons avons effectué dans cette grotte une expérience sur le rytbme d'activité de cette espèce par la méthode des petits pièges-trappes (Joosse, 1966) en enfonçant dans l'argile de petits tnbes. Le matin nous pouvions voir si les *Schaefferia* y étaient venus durant la nuit : sur l'affirmative, nous déduisons que ces animaux sont actifs autant la nuit que le jour.

Snr les gours, vit habituellement un autre Collembole : *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860). Sur la litiére et les excréments du nid de Loirs se trouvent de nombreux *Mesogastrura ojcoviensis ;* nous ne les avons jamais vus ailleurs dans la grotte.

Comme prédateurs, nous avons trouvé des Coléoptères *Trechidae : Geotrechus ;* des Opilions et à l'entrée des Araignées.

b) Dans la grotte supérieure de la route de Montagagne (Ariège), située à 680 m d'altitude, nous avons aussi trouvé *Schaefferia coeca* avec *Onychiurus* sp., *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835), *Tomocerus vulgaris* (Tullberg, 1871) et *Pseudosinella duodecimocellata* Handschin, 1928. La moyenne annuelle des températures en haut de la coulée stalagmitique

Source : MNHN, Paris

de la grande salle est de 9,5 °C avec une amplitude de 4 °C (8 à 12 °C) ; l'humidité relative varie de 96 à 100 %.

c) Dans la terre (de — 2 à — 10 cm) du SOUS-BOIS AU-DESSUS DE LA GROTTE INFÉRIEURE DE MONTAGAGNE, nous avons capturé *S. coeca* en compagnie de *Acherontiella cassagnaui* et *Ceratophysella denticulata* en août 1968.

S. coeca a été trouvée par CASSAGNAU dans de la terre à Lacave (Ariège) et à Toulouse (Haute-Garonne). C'est une espèce *euédaphique* et *troglophile*.

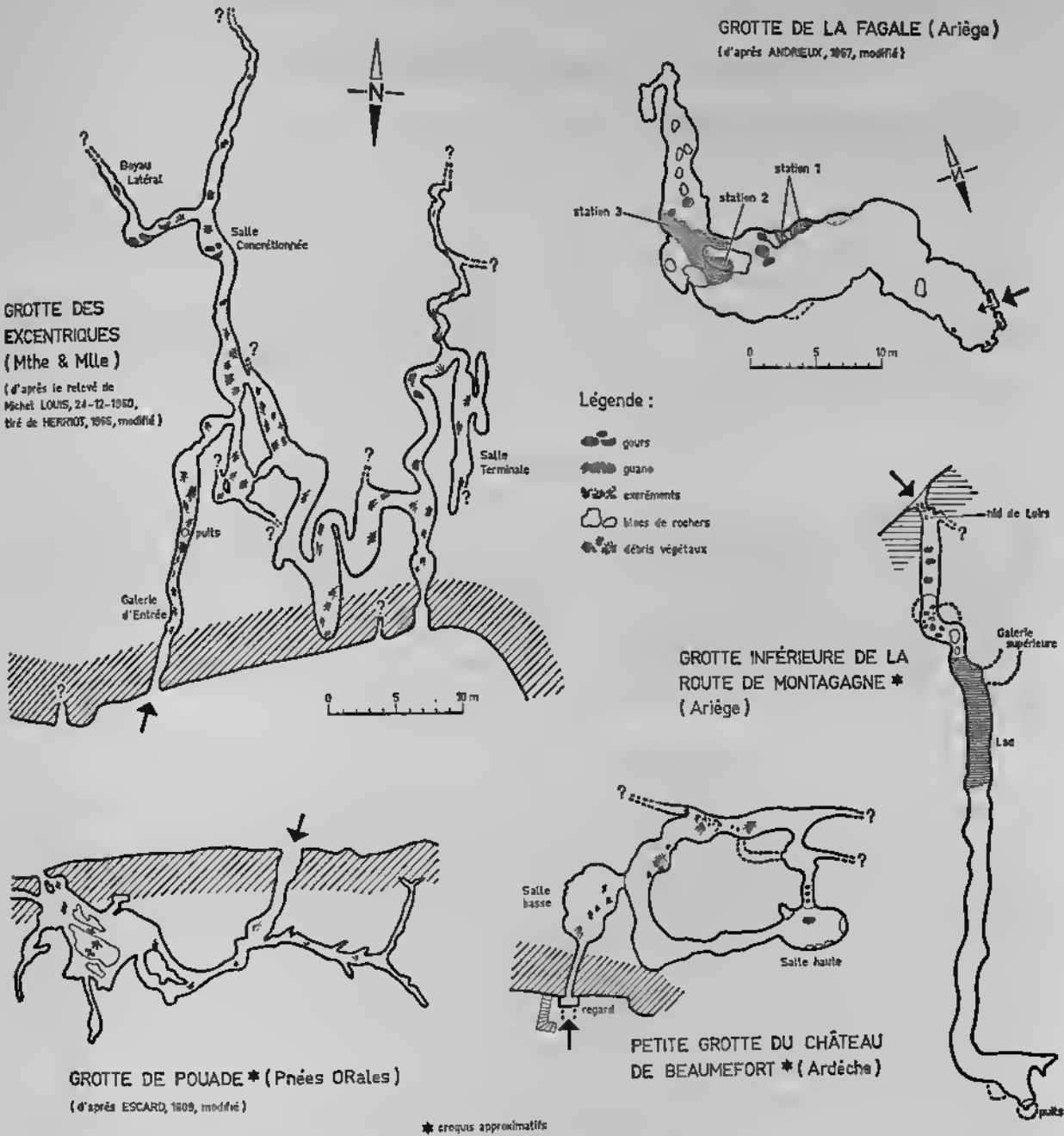


PLANCHE 1.

Source : MNHN, Paris

10) **Schaefferia decemoculata** (Stach, 1939)

a) Haute vallée du Riberot (Ariège). — Des adultes furent trouvés dans des mousses toujours très humides et froides dans des excavations rocheuses d'août à octobre 1968 et en avril 1969.

b) Forêt de Mondon (Laronxe, Meurtbe-et-Moselle). — Un seul exemplaire trouvé dans de l'humus forestier (V-1962). Cette espèce a été capturée aussi par Picard en Lorraine dans le milieu interstitiel.

C'est une espèce *euédaphique* et aussi *troglophile* (Grotte de Westphalie ; Stach, 1939).

11) **Schaefferia pouadensis** Delamare Deboutteville, 1945

Dans la grotte de Pouade (Banyuls-sur-Mer, Pyrénées orientales), située à l'altitude de 200 m environ, cette espèce est présente toute l'année en petit nombre dans la partie centrale de la cavité, sur le plancher stalagmitique humide (planche 1). La température moyenne de ce biotope est de 12 °C. Ces animaux vivent de préférence sur de petits excréments ou autres matières organiques. Nous avons aussi trouvé dans cette caverne *Mesogastrura boneti* (Tarsia in Curia, 1941), *Onychiurus fimetarius* Sensu Denis, 1938, *Onychiurus argus* Denis, 1924, *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835) et *Tomocerus catalanus* Denis, 1924.

Les prédateurs sont nombreux : Aranéides : *Meta* et *Nesticus ;* Opilions : *Gyas ;* Acariens : *Eugamasus ;* Coléoptères *Staphylinidae : Atheta* et *Quedius ;* Chilopodes : *Lithobius.*

S. pouadensis a aussi été trouvée dans une station endogée (Fontaine Jassal, Pyrénées orientales). C'est une espèce *euédaphique* et *troglophile.*

12) **Schaefferia quadrioculata** (Stach, 1939)

Nous avons récolté cette espèce, en petit nombre, toute l'année à l'entrée de la grotte-goule de la Baume St-Arnaud (Les Assions, Ardèche), située à l'altitude de 240 m environ. Elle vit sur la paroi stalagmitique humide, de préférence sur des petits cadavres d'Insectes et dans de la mousse apportée par les eaux. La température moyenne annuelle est de 12 °C avec une amplitude de 4 °C (de 10 à 14 °C). Nous avons aussi trouvé dans cette grotte *Neanura anophthalma* Massoud et Thibaud, 1968.

S. quadrioculata n'a été trouvée que dans quelques grottes ; c'est une *troglophile.* Elle est, sans doute, aussi *euédaphique.*

13) **Schaefferia willemi** (Bonet, 1930)

Cette espéce vit dans la grotte des Excentriques (Pierre-la-Treiche, Meurthe-et-Moselle), située à 230 m d'altitude. Notre étude s'étend d'octobre 1961 à mai 1963 à raison d'une visite tous les deux ou trois mois environ. Les adultes (45 %) et les jeunes de *S. willemi* ont été trouvés tout au long de l'année, généralement sur de petits gours remplis d'eau de la Salle Concrétionnée et du Boyau latéral, partie profonde (30 à 40 m) de cette grotte-boyau (planche 1). Nous avons aussi trouvé cette espéce de façon plus irrégulière dans la partie obscure de la galerie d'entrée sur des excréments humides de Carnivores. La moyenne annuelle de la température au sol de la Salle Concrétionnée et du Boyau latéral est de 9 °C avec une amplitude de 1,5 °C (de 8,5 à 10 °C). L'humidité relative de l'air est proche ou égale à la saturation. Dans la partie profonde de la galerie d'entrée, la température moyenne est de 8,5 °C avec une amplitude de 3 °C (7,5 à 10,5 °C) ; l'humidité relative de l'air varie de 85 à 100 %.

Des jeunes et des adultes (60 %) de *Ceratophysella bengtssoni* ont aussi été trouvés toute l'année en grand nombre dans les galeries, marchant sur l'eau des gours ou rassemblés sur des débris organiques ou de petits morceaux de bois mort. Nous avons aussi rencontré dans cette

Source : MNHN, Paris

grotte ces autres Collemboles : *Onychiurus* sp., *Heteromurus cavicola* Absolon, 1900, *Pseudosinella cavernarum* (Moniez, 1893), *P. duodecimpunctata* Denis, 1931 et *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860). Cette étude confirme et complète celle entreprise de 1960 à 1962 par HERRIOT (1966).

Les prédateurs sont nombreux : Aranéides : *Meta;* Opilions : *Nemastoma;* Chilopodes : *Lithobius;* Coléoptères *Staphylinidae : Quedius.*

S. willemi a déjà été trouvée en Europe dans de nombreuses grottes et mines ainsi que dans diverses stations endogées. PICARD en 1962 la récolta en Lorraine dans le milieu interstitiel. C'est une espèce *euédaphique* et *troglophile.*

14) **Typhlogastrura balazuci** Delamare Deboutteville, 1951

Cette espèce n'est connue que d'une petite grotte s'ouvrant par un regard au pied du CHÂTEAU DE BEAUMEFORT (St-Alban-sous-Sampzon, Ardèche), qui est situé à 120 m d'altitude. Cette cavité, d'une cinquantaine de mètres environ de développement, présente un parcours circulaire (planche 1) ; par gros orage, une grande partie est envahie et balayée par les eaux. Nous l'avons divisée en plusieurs zones de récoltes qui furent effectuées à vue tous les deux mois pendant plus d'un an. Les *T. balazuci* se rencontrent, parfois marchant isolément sur l'argile ou la roche humide, mais le plus souvent par petites populations dans de petits cirques de quelques centimètres de diamètre remplis de gravillons ; ils se tiennent sous les cailloux, dans les fissures de l'argile humide ou du rocher et surtout, en grand nombre, sur des excréments fins et granuleux ou d'autres matières organiques. L'eau, par temps d'orage, produit de véritables hécatombes parmi les populations en les balayant avec les débris et matières diverses et tout se perd dans un réseau impénétrable. Seule, témoin du passage de l'orage, une couche de fin limon tapisse le sol. Petit à petit, les animaux recolonisent le milieu. Malgré ces hécatombes répétées, la population totale semble stable, de nombreux jeunes et adultes vivant dans les fissures et les fentes n'étant pas affectés par l'inondation.

La température moyenne de la salle principale et du boyau circulaire est de 11,5 °C avec une amplitude de 3 °C (de 10 à 13 °C). L'humidité relative de l'air varie de 98 à 100 %.

Nous présentons dans le graphique 1 nos récoltes (8-VII, 10-VIII, 11-X, 30-XII-67 ; 17-II, 10-IV, 16-VI, 19-VIII, 7-XII-68 et 9-IV-69). Nous donnons le nombre total d'individus et le nombre de jeunes de *T. balazuci.* Il y a toute l'année des jeunes et des adultes (35 % en moyenne). La population est un peu plus importante de juin à septembre-octobre. Les pontes ont lieu toute l'année. En octobre-novembre 1968, une crue importante balaya la plus grande partie de la grotte, enlevant en certains endroits tous les bois, excréments et autres débris organiques, ne laissant qu'une couche de limon en dépôt. Cinq mois après, les parties dévastées n'étaient pas encore recolonisées par les animaux.

Nous avons aussi trouvé dans cette grotte *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835).

Les prédateurs nombreux sont représentés par des Coléoptères *Trechidae : Speotrechus, Staphylinidae : Quedius ;* des Chilopodes : *Lithobius* ; des Aranéides : *Leptoneta, Nesticus* et *Meta.*

Nous n'avons jamais trouvé *T. balazuci* ailleurs que dans cette petite cavité ; nous avons exploré les trois autres grottes attenantes au château et cinq autres parmi les plus proches de ce site, sans aucun succès.

Cette espèce peut être considérée comme *troglobie.*

15) **Schoettella ununguiculata** (Tullberg, 1869)

Nous avons trouvé des adultes en assez grand nombre dans de l'humus de la FORÊT D'EPINAL (Vosges) de mars à avril et de septembre à novembre 1962 et quelques-uns isolés de mai à juillet de la même année.

C'est une espèce européenne (de la Finlande au Portugal) et d'Amérique du Nord et du

Source : MNHN, Paris

Sud. On la rencontre sous l'écorce de vieux arbres, dans des mousses et sous des pierres. C'est une espéce *hémiédaphique*. Picard l'a également trouvée en Lorraine, dans une station interstitielle. Elle n'a jamais été trouvée dans une grotte.

16) **Mesogaatrura ojcoviensis** (Stach. 1918)

a) Grotte inférieure de la route de Montagagne (Ariège). — Nous l'avons rencontrée toute l'année dans un nid de Loirs (*Glis glis*) situé prés du plafond de l'entrée, dans une anfractuosité du rocher. A cet endroit, la température est plus sujette aux variations extérieures que dans le reste de la grotte ; elle est en moyenne de 9 °C, avec une amplitude annuelle de 7 °C (6 à 13 °C). L'humidité relative de l'air varie de 93 à 100 %. Le substrat est le plus souvent humide puisque les eaux de ruissellement viennent du plafond de l'entrée de cette grotte. Nous n'avons jamais trouvé cette espéce ailleurs dans la grotte ; il semble bien qu'elle soit inféodée aux nids et aux excréments de ces Rongeurs.

b) Grotte de Tourtouse (Ariège). — Cette caverne, située à 450 m d'altitude environ, est très riche en espéces. Elle a été malheureusement détériorée par des visites répétées d'un trop grand nombre de personnes. Une station de guano, piétinée et souillée de débris de paille enflammée, a été notamment « défaunée » en juin 1968 ; en avril 1969 cette station était toujours dépeuplée en Collemboles.

Dans cette grotte, les deux stations de guano présentes sont situées dans la galerie principale à environ 60 m de l'entrée et ont une température moyenne de 10,5 °C avec une amplitude annuelle de 3 °C (9 à 12 °C). L'humidité relative de l'air varie de 97 à 100 %.

La station 1 est formée de deux plaques de guano de Chauves-souris (Rhinolophes, Myotis et Minioptères) de 1 m² de surface chacune environ, répandu sur une pente assez forte et délavée ; la premiére repose sur de l'argile : nous avons alors du guano meuble de 1 à 5 cm d'épaisseur (teneur en eau de 260 à 420 %) ; la deuxiéme s'étale à même le roc : elle est constituée d'un guano tassé et noir de 1 à 3 cm d'épaisseur (teneur en eau de 500 à 680 %).

Avant le « défaunage » de juin 1968, le guano meuble renfermait toute l'année (de mai 65 à avril 68) des jeunes et des adultes (60 %) en nombre peu variable, en compagnie de nombreux *Ceratophysella bengtssoni*, de quelques *Onychiurus pseudogranulosus* Gisin, 1951 et de nombreux *Folsomia candida* (Willem, 1902). Il n'y a pas de *M. ojcoviensis* dans le guano tassé et noir.

La seconde station de guano, perchée sur une petite plate-forme est plus isolée et donc mieux protégée. Elle a une épaisseur de 2 à 6 cm. Elle est toute l'année peuplée de nombreux jeunes et adultes (60 %) de *M. ojcoviensis*, de quelques *C. bengtssoni* et *F. candida*. Ces animaux vivent surtout dans les deux premiers centimètres du guano. Voici l'analyse de deux échantillons de 250 cc de guano :

de 0 à — 2 cm : 700 *M. ojcov.* + 10 *C. bengt.* + 30 *F. candida*,
de — 2 à — 6 cm : 300 » + 2 » + 10 » .

Sur les gours, nous ne trouvons que des *Onychiurus* sp. Dans du bois mort près de l'entrée, vivent de nombreux *C. bengtssoni* en compagnie d'*Onychiurus*. Les autres Collemboles peuplant cette caverne sont : *Pseudosinella duodecimpunctata* Denis, 1931 ; *P. theodoridesi* Gisin et Gama, 1969 ; *Tomocerus problematicus* Cassagnau, 1964 ; *Oncopodura tricuspidata* Cassagnau, 1964 ; *Neelus murinus* Folsom, 1896 ; *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860).

Les prédateurs sont représentés par des Coléoptéres *Trechidae : Aphaenops*, *Pterostichidae : Laemosthenus*, *Staphylinidae : Atheta ;* des Chilopodes : *Lithobius ;* des Opilions : *Scotolemon* et *Nemastoma ;* des Aranéides : *Leptoneta ;* des Acariens.

M. ojcoviensis a été trouvée dans le guano de nombreuses grottes d'Europe. Cassagnau la signale dans toutes les Pyrénées centrales (de 2 000 à 3 000 m) dans les nids de Campagnols des neiges (*Microtus nivalis*). Le fait que nous l'ayons trouvée à l'entrée d'une grotte de moyenne altitude (450 m) dans le nid d'un Rongeur confirme que c'est une espéce *pholéophile*. Da Gama la signale à Coimbra (Portugal) dans la mousse d'un jardin et dans des pots de fleurs en serre.

Source : MNHN, Paris

C'est une espèce *euédaphique* et *pholéophile* qui s'est adaptée secondairement, par l'intermédiaire du guano, à la vie cavernicole : c'est une *guanobie*.

17) **Mesogastrura libyca** (Caroli, 1914)

Cette espèce est présente toute l'année dans le guano de la GROTTE DU MONT-DE-CHAC (Saleich, Haute-Garonne) en compagnie d'*Acherontiella cassagnaui* (voir plus loin).

M. libyca a été trouvée en Europe sur du guano de certaines grottes, dans de la mousse, de l'humus et des dépôts de matières végétales (tas de fruits). On peut la considérer comme une espèce *euédaphique* et *guanobie*.

18) **Mesachorutes quadriocellatus** Absolon, 1900

Dans la GROTTE DE LA FAGALE (Aigues-Juntes, Ariège), située à l'altitude de 500 m environ, nous avons suivi une population de cette espèce dans 3 stations de guano de Minioptères de juillet 67 à avril 69 (12-VII, 8-VIII, 15-X-67 ; 10-I, 16-II, 16-IV, 14-VI, 6-VII, 15-XI-68 ; 8-IV-69).

La station 1 de guano est située à 15 m de la verticale du puits d'entrée (planche 1). Elle est placée contre la paroi et constituée de guano assez sec, granuleux avec quelques portions moisies. Son épaisseur est comprise entre 2 et 12 cm. La température de l'air à la surface du guano a une moyenne annuelle de 9 °C, avec une amplitude de 3,5 °C (7,5 à 11 °C). A — 5 cm dans le guano, nous avons aussi une amplitude de 3,5 °C (8 à 11,5 °C) et une moyenne de 9,5 °C. L'humidité relative de l'air à 5 cm de la surface de cette station varie annuellement de 95 à 100% (moyenne : 98%).

La station 2 est située à 6 m de la précédente en allant vers le fond de la caverne. Elle est formée d'un amas de guano répandu sur un gros bloc de roche ; ce guano est assez sec et granuleux, mais parfois aussi délavé. Son épaisseur varie de 0,5 à 6 cm. La température de l'air à la surface est en moyenne de 9,7 °C avec une amplitude annuelle de 3,5 °C (8 à 11,5 °C). A — 5 cm, la température moyenne du guano est de 9,8 °C avec une amplitude de 3 °C (8,5 à 11,5 °C). L'humidité relative de l'air est comprise entre 96 et 100% (moyenne : 99%). La teneur en eau du guano pour ces deux stations, par rapport au poids sec, varie de 300 à 530 % selon l'époque et le ruissellement des parois.

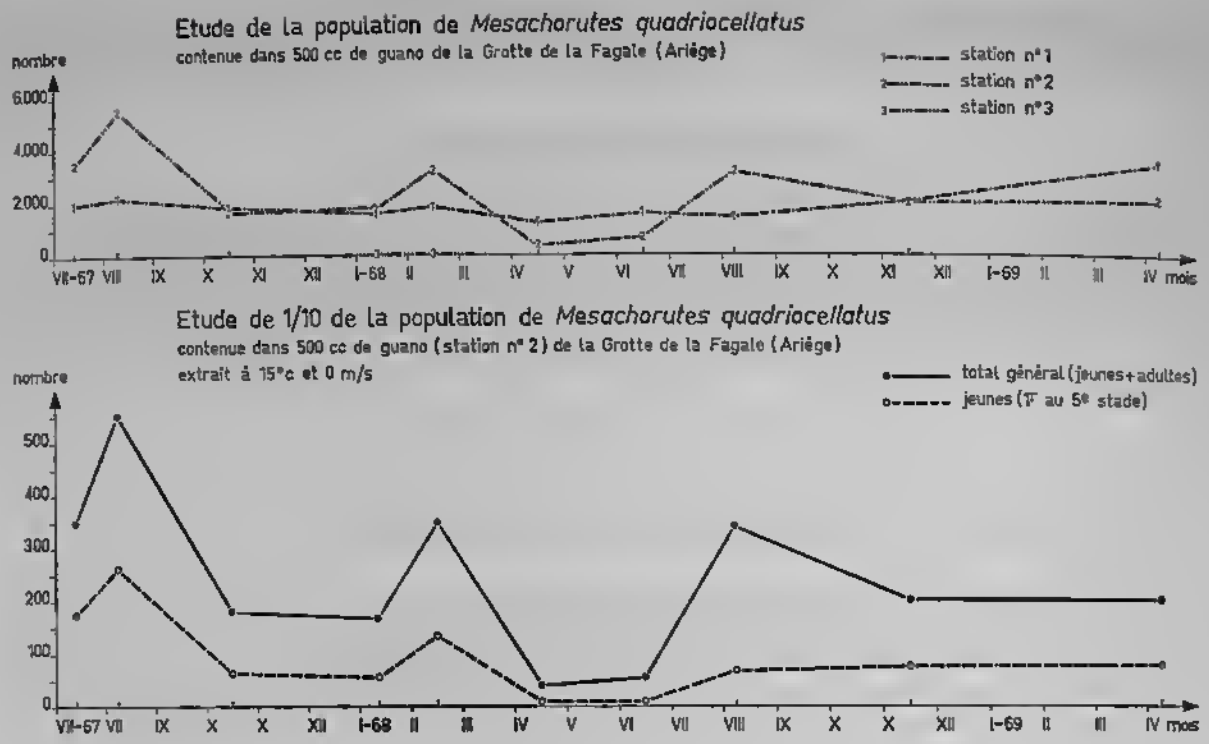
La station 3 est située à 5 m de la précédente contre une paroi le plus souvent ruisselante d'eau. Le guano est détrempé et compact ; son épaisseur varie de 1 à 12 cm. La température de l'air en surface a une moyenne annuelle de 9,8 °C et une amplitude de 3,5 °C (8,5 à 12 °C). A — 5 cm dans le guano, la température moyenne est de 10 °C, avec une amplitude de 2,5 °C (9 à 11,5 °C). L'humidité relative de l'air est comprise entre 96 et 100% (moyenne 99%). La teneur en eau du guano varie de 600 à 800%.

Pour une étude climatologique plus complète, on se rapportera utilement au travail de M. ANDRIEUX (sous presse).

Dans chacune de nos trois stations, nous prélevons deux échantillons de 500 cc de guano (un parallélépipède de 10 × 10 cm de côté et de 5 cm de hauteur) ; l'un est gardé dans une boîte de polystyrène expansé et soumis à extraction au laboratoire (à 15 °C et à 0 m/s) ; l'autre est placé dans une bouteille remplie d'alcool et trié sous la loupe binoculaire. Nos résultats sont portés sur le graphique 2. Nous divisons les animaux en trois catégories d'après leur taille et dans ces trois catégories, nous étudions 10% des individus au microscope afin de les répartir en six groupes : du premier au sixième stade et suivants.

La station 1, guano granuleux assez homogène, contient toute l'année un nombre important de *M. quadriocellatus* (dans les 10 prélèvements de 500 cc on en compte de 1 150 au moins à 3 640 au plus ; 2 100 en moyenne). Le pourcentage de femelles varie de 47 à 58% (moyenne 53%). Le pourcentage de jeunes, du 1er au 5e stades inclus, est compris entre 18 et 47% (moyenne : 30%).

Source : MNHN, Paris



Graphique 2.

La population de *M. quadriocellatus* contenue dans les prélèvements de 500 cc de guano de la station 2 varie de 300 au moins à 5 500 au plus (moyenne : 2 000). Cette variation est surtout due au ruissellement parfois très intense auquel le guano est soumis, ce qui a été le cas en avril-mai 1968, époque à laquelle la population a été la plus basse. Toute l'année, il y a des jeunes (1er au 5e stades) dans les proportions de 15 à 49% (moyenne : 31%). Le pourcentage des femelles varie de 36 à 60% (moyenne 49%).

La station 3, constituée d'un guano noirâtre, pâteux, toujours délavé par le ruissellement, ne contient que très peu de *M. quadriocellatus*. Par contre, *C. denticulata*, espèce guanophile, réussit à y vivre ; elle tolère des guanos très humides (600 à 700% d'eau).

Dans les deux premières stations les jeunes sont toujours présents ; la ponte se déroule toute l'année. Les adultes (6e stade et suivants) représentent environ 70% de la population. Tout au long de l'année le nombre des adultes est en gros proportionnel au nombre des jeunes.

Cette espèce vit surtout dans les cinq premiers centimètres du guano et plus particulièrement dans les deux premiers ; voici l'analyse d'échantillons de 500 cc de guano :

	Station 1	Station 2
de 0 à —2 cm	1 900 *M.q.*	850 *M.q.* + 50 *C. dent.*
de —2 à —5 cm	600 »	230 » + 50 »
de —5 à —10 cm	250 »	15 » + 40 »

On les trouve aussi en grand nombre le long des crevasses et des zones de contact du guano avec la roche, les pierres ou les stalactites cassées. Il y a des « zones de mue » facilement visibles par l'amoncellement des exuvies blanchâtres.

La synusie de ce guano est formée de Collemboles, d'Acariens, de Coléoptères et de larves diverses. Les Collemboles sont représentés, outre *M. quadriocellatus*, par *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), *Onychiurus argus* Denis, 1924, *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, *Pseudosinella decipiens* Denis, 1924 et *Neelus* sp.

Source : MNHN, Paris

Les prédateurs sont assez nombreux : Coléoptères *Trechidae : Aphaenops, Staphylinidae : Atheta ;* Opilions : *Scotolemon* sp. ; Chilopodes.

M. quadriocellatus a été trouvée dans de la terre humide et du guano d'une grotte de Moravie, de Pologne et récemment de deux grottes de Corse. C'est une espéce *guanobie* et certainement *pholéophile.*

19) **Acherontiella variabilis** Delamare Deboutteville, 1948

La GROTTE DE L'HERM (l'Herm, Ariége), située à 550 m d'altitude, possède dans ses salles profondes (80 à 100 m de l'entrée) de gros amas de guano assez sec contenant toute l'année de nombreux jeunes et adultes (62%) de *A. variabilis,* quelques *Ceratophysella bengtssoni* et de rares *C. denticulata.*

La température à la surface du guano varie annuellement entre 9 et 11 °C. Les Collemboles vivent surtout dans les deux premiers centimétres supérieurs du guano.

Les prédateurs, là encore, sont nombreux : Coléoptéres *Trechidae : Geotrechus ;* Chilopodes : *Lithobius ;* Opilions : *Ischyropsalis ;* Aranéides.

A. variabilis a été trouvée dans du guano de plusieurs grottes de l'Ardèche, du Gard, de la Saône-et-Loire et du Doubs ; c'est une *guanobie.*

20) **Acherontiella cassagnaui** Thibaud, 1967

a) GROTTE DU MONT-DE-CHAC (430 m d'altitude ; Saleich, Haute-Garonne). — Cette espéce est abondante dans le guano des galeries profondes (50 à 80 m de l'entrée) ; les jeunes et les adultes (60% environ) y sont présents toute l'année. La température moyenne à la surface du guano est de 11 °C ; l'humidité relative de l'air varie annuellement de 97 à 100%. Cette station a été très endommagée par des feux de paille en 1967.

Les autres espéces de Collemboles trouvées sur le guano sont : *Ceratophysella bengtssoni, Mesogastrura libyca, Onychiurus* sp., *Isotoma notabilis* Schäffer, 1896, *Pseudosinella sexoculata* Schött, 1900 et *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860).

Les prédateurs sont représentés par des Coléoptéres *Trechidae : Aphaenops* et *Staphylinidae : Quedius.*

b) GROTTE DE GOUILLOU (490 m d'altitude ; Aspet, Haute-Garonne). — *A. cassagnaui* a été trouvée également dans du guano en compagnie de *C. bengtssoni, Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901), *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871), *Isotoma notabilis, Pseudosinella subvirei* Bonet, 1931, *Megalothorax minimus* Willem, 1900 et *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel, 1860). Elle est présente aussi dans le guano de la GROTTE DE MALARNAUD (Montseron, Ariége) en compagnie de *Oncopodura* sp. et de *Pseudosinella theodoridesi* Gisin et Gama, 1969. *Acherontiella cassagnaui* est une espèce *guanobie.*

*
* *

Il ne faut pas perdre de vue que ces animaux dépendent plus du substrat que de l'atmosphère environnante. En effet, ils vivent dans une couche d'air d'environ 1 mm d'épaisseur (1) au contact de ce substrat où les variations microclimatiques sont encore plus atténuées que dans l'air ambiant, les conditions thermodynamiques de cette couche d'air étant le plus souvent stables (ANDRIEUX, 1965 et 1969 ; ROUSSET, 1967).

Dans les grottes étudiées, pour la plupart trés peu ventilées, les biotopes de nos populations sont situés dans les parties relativement profondes et la température des microclimats est très proche de celle du climat général de la grotte. Ces températures sont comprises, pour la quasi-

(1) Couche limite des Physiciens.

Source : MNHN, Paris

totalité entre 8 et 12 °C avec une moyenne annuelle de 10 °C ; l'amplitude annuelle est de 3° C en général (de 1 °C au minimum à 6 °C au maximum) et les amplitudes journalières sont pratiquement nulles. Nous n'avons pas trouvé de relations entre ces très légères variations annuelles et les fluctuations du nombre d'animaux, ainsi que dans la composition des populations : celles-là sont assez stables numériquement, le nombre de jeunes est toujours proportionnel en gros à celui des adultes ; les pontes ont lieu toute l'année. Ces espèces supportent d'ailleurs, comme nous le verrons plus loin, de bien plus grandes variations de température. Pour les stations de guano, nous donnons la température à la surface et celle à — 5 cm ; elles sont d'ailleurs très proches.

L'humidité relative de l'air à 5 cm de la surface des stations est comprise entre 95 et 100 %, avec une valeur moyenne annuelle très proche de la saturation (99 % environ). De plus, comme toutes nos espèces se déplacent et vivent sur un substrat humide (argile, roche, paroi stalagmitée, bois ou guano humides, ou encore à la surface de l'eau remplissant les gours), nous pouvons considérer que l'humidité relative de la couche d'air, sur une épaisseur de 1 mm, à la surface du substrat dans laquelle elles vivent est presque toujours à saturation. Nous n'avons d'ailleurs jamais capturé d'individu se déplaçant sur une surface sèche ; il y a toujours un mince film d'eau qui rend la surface brillante.

La teneur en eau du guano varie dans nos stations de 300 à 600 % ; son pouvoir maximum de rétention en eau est d'environ 1 000 % par rapport au poids sec (90 % par rapport au poids humide). Les *Hypogastruridae* guanobies (*M. quadriocellatus* par exemple) préfèrent un guano moyennement imbibé d'eau et délaissent un guano détrempé (700 à 800 % par rapport au poids sec ; 88 % par rapport au poids humide). Les *C. denticulata* par contre vivent aussi dans des guanos détrempés (700 %).

Toutes nos récoltes dans les grottes ont été effectuées dans des zones obscures, sauf en partie à la Baume Saint-Arnaud pour *Schaefferia quadriacutata* qui vit à l'entrée.

Dans ces grottes, les populations sont constituées de jeunes et d'adultes ; toute l'année, nous y trouvons des premiers stades, il y a donc constamment des pontes. Le pourcentage moyen d'adultes (6e stade et au-delà) varie de 35 % pour *T. balazuci* et *S. caeca* à 70 % pour *M. quadriacellatus ;* il est en général de 60 %. Ces différences s'expliquent principalement par la vitesse du développement postembryonnaire, par l'intermue et par la longévité de chaque espèce. Mais, tout au long de l'année, il faut remarquer que le nombre des adultes est en gros proportionnel au nombre des jeunes. Les variations les plus notables dans la population sont dues à des phénomènes mécaniques, en particulier hydrologiques (gros orage, période de ruissellement important).

Le microclimat de ces grottes et celui de nos stations du sol, y compris litière, humus et ses annexes directes (mousse humidifiée), sont assez semblables. Nos stations sont en général bien abritées du soleil et du vent et souvent humides. A — 5 cm dans le sol ou sous la litière, sous les mousses, les températures moyennes annuelles sont proches de 9 à 11 °C, les amplitudes annuelles sont environ de 5 à 10 °C, les amplitudes journalières de 1 à 6 °C. La température dépend de l'altitude de la station et de l'ensoleillement journalier qui, lui, varie avec la latitude, l'exposition, la nébulosité et la couverture (sous-bois, prairie...). L'humidité relative de l'air des stations varie de 94 à 100 % en automne et en hiver et de 85 à 100 % au printemps et en été. La mince pellicule d'air dans laquelle vivent ces Collemboles est, elle-même, très proche de la saturation car ces biotopes sont le plus souvent humides. De plus dans nos régions, comme l'a mis en évidence Vannier (1967), les Collemboles Arthropléones, entre autres, « ne sont affectés par le dessèchement du substrat qu'à partir d'un seuil critique du taux d'humidité, le plus généralement situé au-dessous du point de flétrissement permanent » (pF 4,2 ; ou point de fanaison). Le déficit en eau correspondant à ce seuil est pratiquement inconnu dans les sols forestiers de nos régions. Ainsi donc, les variations de la teneur en eau du sol jusqu'au point de pF et le déficit hygrométrique de l'air ambiant n'affectent pas directement ces animaux (il n'en est pas de même sous les climats méditerranéens où le point de flétrissement permanent est largement dépassé pendant la période estivale).

L'étude des populations endogées est plus difficile car celles-ci sont en général moins concentrées dans un espace donné et il est dangereux de se fonder sur un trop petit nombre d'indi-

Source : MNHN, Paris

vidus. De plus, sous des climats rigoureux ou dans les régions montagneuses durant la mauvaise saison, les populations migrent parfois et il est hasardeux de se prononcer sur leur absence ou non (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951).

Ces animaux endogés et cavernicoles ne montrent aucune trace d'un rythme d'activité journalier quelconque ; ils sont actifs à n'importe quelle heure du jour et de la nuit avec des périodes d'immobilité assez longues. Il n'y a pas persistance *endogène* d'un rythme ancestral (HARKER, 1958). Les individus de certaines espèces, telle *Mesogastrura ojcoviensis*, vivent en groupe, serrés les uns contre les autres dans les fentes et les anfractuosités du guano ou de l'argile où l'on trouve souvent des « zones de mues ».

II. — NOURRITURE

Le régime alimentaire a été étudié en faisant des élevages au laboratoire ; ceux-ci ont réussi quelle que soit la nourriture donnée : bois, excréments de Rongeurs, champignons, humus, litière, tous éléments nutritifs trouvés dans la nature par ces animaux. Nous avons aussi examiné le contenu intestinal, sur coupes histologiques ou dilacérations sur lame, d'individus fixés juste après leur capture.

La plupart des espéces de Collemboles sont considérés comme *polyphages*, les *Hypogastruridae* ne font pas exception à cette règle. Les espéces vivant dans les grottes se nourrissent de débris organiques : bois en décomposition (sapropbages), excréments de Rongeurs et de Carnivores (copropbages), cadavres d'Insectes (nécrophages), mycélium et spores de champignons (mycétophages), graines transportées dans les fèces de Mammifères. Il ne fait pas de doute que ces espéces soient aussi *limivores ;* nous en avons conservé en vie pendant plus de huit mois sur de l'argile de grotte sans aucune autre source de nourriture. A.-M. GOUNOT (1969) a d'ailleurs mis en évidence la présence de bactéries dans les limons argileux souterrains, bactéries douées d'un pouvoir de synthése élevé qui enrichissent la matiére organique des limons en produisant des substances azotées et des facteurs de croissance (vitamines B) source de nourriture et de vitamines pour les animaux cavernicoles.

Les espèces guanobies et guanophiles se nourrissent principalement des constituants de leur habitat : le *guano*. Celui-ci est formé par les déjections de Chauves-souris à régime insectivore (*Rhinolophus ferrumequinum* ou Grand Rhinolophe et *R. hipposideros* ou Petit Rhinolophe ; *Miniopterus schreibersi*, *Myotis oxygnathus* et *M. myotis*).

Les espèces « endogées » ont été trouvées dans des mousses, de la litière, de l'bumus, du fumier et autres matières organiques en décomposition ainsi que sur des lamelles de champignons en automne et, pour certaines, dans la terre profonde. Ces animaux se nourrissent de débris organiques : parenchyme foliaire, bois, fruits, graines en décomposition sur et dans le sol (saprophages), de mycélium et de spores de champignons (mycétophages), d'excréments et déjections diverses (coprophages), de petits cadavres (nécrophages). Elles se nourrissent aussi de limons et des bactéries qu'ils contiennent.

Si les *Hypogastruridae* se rencontrent isolément dans le sol ou dans les grottes, la plupart du temps ils sont concentrés en petites ou grandes populations et cela, toujours sur une source de nourriture, celle-ci semblant bien être le facteur primordial de la répartition de ces espèces, les seuils léthaux de température et d'humidité n'étant à peu prés jamais atteints dans la nature. La présence d'un film d'eau est aussi toujours indispensable : ce sont des animaux *hygrophiles* et *hydrophiles*.

III. — PRÉDATEURS

Dans les grottes, les prédateurs sont surtout représentés par des Coléoptères *Trechidae* (*Aphaenops*, *Hydraphaenops*, *Geotrechus* dans les Pyrénées et *Speotrechus* dans les Cévennes)

Source : MNHN, Paris

et *Pterostichidae* (*Laemostenus* et *Ceutosphodrus*) ; par des Chilopodes (*Lithobius*) ; par des Opilions (*Ischyropsalis, Nemastoma, Scotolemon* et *Gyas*). Accessoirement, par des Acariens Gamasides, des Coléoptères *Staphylinidae* guanobies (*Atheta* et *Quedius*) et de nombreuses Aranéides qui tendent leurs toiles dans les entrées de grottes (*Meta, Nesticus* et *Leptoneta*).

Tous ces prédateurs se rencontrent autour des sources de nourriture fréquentées par les Collemboles. Souvent, ceux-ci arrivent d'ailleurs à s'échapper soit par leur agilité, soit par le saut pour ceux pourvus d'une furca.

Dans les sols et les milieux voisins, là encore, ce sont des Coléoptères *Carabidae, Staphylinidae, Scydmenidae* et *Pselaphidae*, aussi bien larves qu'imagos, qui sont les principaux prédateurs (d'après Coiffait, 1958 : 82,5 % des Coléoptères édaphobies de nos régions sont carnivores). Sont prédateurs aussi des Chilopodes (Lithobies, Scolopendres et Géophiles), des Diploures *Japygidae*, des Acariens, des Aranéides, des Opilions et des Pseudoscorpions. Ces données confirment et complètent celles de Simon (1964).

Des expériences au laboratoire montrent que les jeunes sont plus facilement mangés (65 % des prises environ) que les adultes, que ceux-là le sont souvent lors de l'exuviation (46 % des cas environ) et que les œufs sont anssi attaqués par les prédateurs. Dans la nature, les œufs sont d'ailleurs le plus souvent pondus dans de petites fentes ou petits trous inaccessibles aux gros prédateurs. Nous n'avons pas constaté en élevage de répulsion, ni de la part des Coléoptéres, ni des Opilions, ni des Chilopodes pour les *Hypogastruridae* pigmentés ou non, comme l'ont observé Lipovsky (1951) de la part des Acariens *Trombiculidae* pour des *Poduridae* et *Neanara muscorum*, Wilson (1950) de la part des *Formicidae* pour *Hypogastrura* sp. et Bellinger (1960) de la part des prédateurs en général pour certains Poduromorphes de la Jamaïque : *Xenylla, Brachystomella, Pseudachorutes* et *Hypogastrura*.

IV. — CONCLUSIONS

Les habitats des *Hypogastruridae* sont divers et permettent de classer leurs espèces en quatre groupes que l'on retrouvera tout au long de l'étude :

— les hémiédaphiques-mésophiles avec les espéces des genres *Ceratophysella* et *Hypogastrura ;*

— les euédaphiques-troglophiles avec les espèces du genre *Schaefferia ;*

— les troglobies avec *Typhlogastrura balazuci ;*

— les guanobies-pholéophiles avec *Mesogastrura ojcoviensis, Mesachorutes quadriocellatus* et *Acherontiella variabilis.*

Le microclimat des différentes stations de grotte et du sol est proche. Les températures sont comprises en général entre 8 et 12 °C, avec une moyenne annuelle de 10 °C ; dans les grottes, les légères variations annuelles sont sans action notable sur la densité et la composition des populations. L'humidité relative de l'air à la surface des stations est comprise entre 95 et 100 % dans les grottes et entre 85 et 100 % dans le sol. Mais, nous pouvons considérer que l'humidité relative de la mince couche d'air au contact du substrat humide sur leqnel vivent ces animaux est, le plus souvent, à saturation et que les variations microclimatiques sont plus atténuées que dans l'air ambiant puisque les conditions thermodynamiques de cette couche sont le plus souvent stables.

La teneur en eau du guano varie en général de 300 à 600 % par rapport au poids sec ; son pouvoir maximum de rétention en eau est procbe de 1 000 %. Les guanobies préfèrent un guano moyennement imbibé (vers 400 %) et délaissent un guano détrempé (à partir de 700 %) alors que les guanophiles supportent cette teneur.

Il y a toute l'année des jeunes et des adultes dans les grottes et cela dans les mêmes pourcentages. Dans le sol, l'étude est plus délicate ; en général les populations sont moins concentrées et migrent souvent durant les périodes rigoureuses. Ces animaux sont actifs le jour comme la nuit. Ils vivent le plus souvent dans des fentes, sous les pierres et l'on trouve parfois des « zones de mues ».

Source : MNHN, Paris

Ils sont *polyphages* ; ils se nourrissent de débris organiques : bois, excréments, cadavres d'Insectes, mycélium et spores de champignons. Ils sont aussi limivores : ils absorbent du limon enrichi par des bactéries en substances azotées et en facteurs de croissance. Les guanobies et les guanophiles se nourrissent de guano de Chauves-souris insectivores. Les *Hypogastruridae* sont souvent réunis sur des sources de nourriture ; celle-ci semble être le facteur primordial de la répartition de ces espèces, les seuils léthaux de température et d'humidité n'étant à peu près jamais atteints sous nos climats.

Leurs prédateurs sont représentés principalement par des Coléoptéres, des Chilopodes, des Opilions, des Diploures *Japygidae*, des Acariens libres et des Aranéïdes.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE DES ADULTES

Les différences morphologiques chez les *Hypogastruridae* adultes, sont-elles liées qualitativement et quantitativement, à des modes de vie particuliers on correspondent-elles à des manifestations phylétiques ? Pour répondre à cette question nous allons étudier leur morphologie et plus particulièrement la pigmentation, les cornéules, les appendices.

1. — ASPECT GÉNÉRAL

Les *Hypogastruridae* se présentent sons un aspect trapu et ramassé, fusiforme, caractéristique des formes hémi- et euédaphiqnes. Leurs antennes, comprenaut qnatre articles, sont assez courtes et ne dépassent jamais de beaucoup la longuenr de la tête. La furca, quand elle existe, est relativement courte : elle n'atteint pas le tube ventral en position de repos. Les 9 segments postcéphaliques sont toujours hien visihles.

La taille des adultes varie de 0,6 à 3 mm selon les espèces. Les femelles sont un peu plus grosses que les mâles. Les *Tgphlogastrura* sont légèrement plns grands que les antres genres.

1) CHÉTOTAXIE DORSALE

Pour plns de détails, on se rapportera à l'étude dn développement postembryonnaire (p. 132). Les poils (microchètes et macrochètes) sont pointus, lisses, crénelés on harbelés. Il existe des poils, dits « sensoriels », plus fins et parfois plus longs que les antres. Chez les genres *Hgpogastrura*, *Schoettella*, *Mesogastrura*, *Mesachorutes*, *Acherontiella* et *Xenylla* nons ne trouvons que des microchètes et des soies sensorielles ; chez les *Ceratophysella*, les *Schaefferia* et les *Typhlogastrura* nous ohservons en outre des macrochètes.

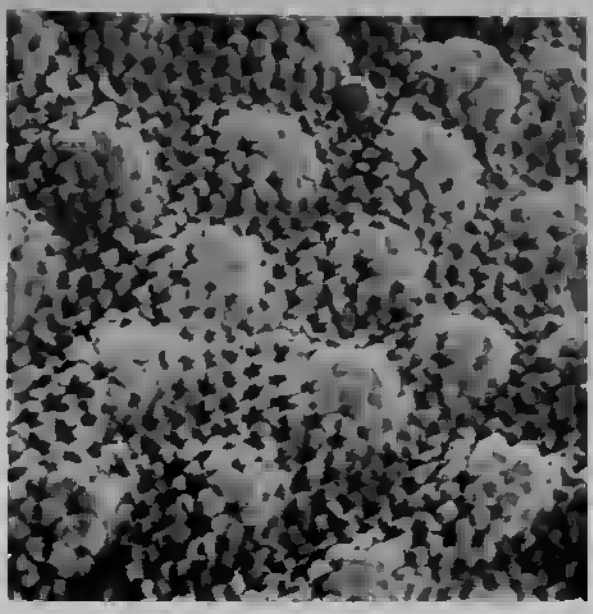
La chétotaxie de la tête est pratiquement uniforme chez tous les *Hypogastruridae*, qu'ils soient « édaphiques » ou « cavernicoles » (Fig. 10, B ; 11, B et 12, B). Il y a nne variabilité dans les poils oculaires chez les *Tgphlogastrura* et chez qnelques *Acherontiella* et *Schaefferia*. Chez de rares espèces, certains poils céphaliques sont transformés en épines.

La chétotaxie du prothorax est uniforme : une rangée de 3 + 3 poils, sauf chez les *Mesogastrura* et chez *Schoettella inermis* qui n'en possède que 2 + 2. Celle du méso- et du métathorax est à peu près semhlable : 3 rangées de poils plus on moins complètes, en comportant chacune le plus sonvent 4 + 4. Dans le prolongement de la rangée moyenne, en m_6 nons tronvons toujours nn poil sensoriel ; dans la rangée postérieure, le poil sensoriel se tronve soit en p_2 (*Ceratophysella*, *Schaefferia* et certains *Typhlogastrura*), soit en p_4 (*Hypogastrura*, *Schoettella*, *Mesogastrura*, *Mesachorutes*, *Acherontiella*, *Xenylla* et certains *Typhlogastrura*).

La chétotaxie des trois premiers segments abdominanx est identique : elle est formée parfois de trois rangées de poils, mais la rangée moyenne est sonvent absente selon les genrse on les espèces. Le poil sensoriel est tonjours eu p_5.

Source : MNHN, Paris

A 1µ



B 1µ

C 1µ

D 1µ

PLANCHE 2. — Ornementation tégumentaire de la face dorsale de : A) *Typhlogastrura balazuci* ; B) *Schaefferia coeca* ; C) *Ceratophysella bengtssoni* ; D) *Hypogastrura tullbergi*. (Photos Z. MASSOUD.)

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST NATUR

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

La chétotaxie du segment abdominal 4 est toujours composée de trois rangées de poils plus ou moins complètes selon les espèces. Le poil sensoriel est généralement en p_5 mais parfois en p_4 (certains *Mesachorutes* et *Mesogastrura*). Dans les genres *Ceratophysella, Schaefferia* et *Typhlogastrura* on distingue deux groupes selon qu'il y a 3 + 3 ou 2 + 2 microchètes dans le rectangle ayant pour base les deux macrochètes médio-postérieurs (Gisin, 1949) : le groupe A avec 3 + 3 comprend, entre autres, les espèces suivantes : *C. engadinensis, C. bidentata, C. denticulata, C. communis* et les *Schaefferia ;* le groupe B avec 2 + 2 comprend, entre autres, les espèces suivantes : *C. armata, C. tuberculata, C. granulata, C. occidentalis, C. cavicola* et les *Typhlogastrura* (Gisin, 1949 ; Cassagnau, 1959 ; Yosii, 1960 et Thibaud, 1967 et 1969).

La chétotaxie du segment abdominal 5 est constituée de deux rangées de poils ; le poil sensoriel est toujours en p_3. Quant à celle du segment 6, elle comporte un rang antérieur de 3 + 3 poils et un rang postérieur comprenant en général l'épine anale — poil transformé (p_1) — et un autre poil (p_2) normal. Chez quelques espèces d'*Acherontiella* et chez tous les *Mesogastrura*, à la place de l'épine anale se trouve un « poil anal » légèrement plus épais que les poils normaux.

La chétotaxie des *Hypogastruridae* est dans son ensemble homogène et constante. C'est un caractère phylétique. Les légères variations sont spécifiques, parfois génériques ; elles portent sur l'emplacement, la présence ou non et la différenciation des poils. Ces caractères sont certainement non-adaptatifs. Comme le pensait Gisin (1967) : « Pour démêler plus facilement les principales lignées généalogiques, on s'appuiera de préférence sur des caractères probablement non-adaptatifs, parce que ceux-ci présentent moins de risques d'être apparus indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution. La chétotaxie, ..., offre certaines garanties de fournir de tels caractères ».

2) TÉGUMENT

L'ornementation épicuticulaire a été étudiée au microscope électronique à balayage (Hale et Smith, 1966 ; Palévody, 1968 ; Massoud, 1969). Chez tous les *Hypogastruridae*, au microscope photonique, on observe des granulations sur la surface du corps, sauf en certaines zones. Aux forts grossissements (5 000 à 25 000) du microscope à balayage, on voit que la base de cette ornementation est composée de petits « *grains primaires* » de forme triangulaire, de surface arrondie (taille variable selon les espèces : de 0,30 à 0,60 μ) ; ces grains sont disposés en hexagone et reliés entre eux par des ponts courts, étroits et donc peu visibles.

Au microscope normal, on aperçoit aussi des tubercules de taille variable selon les espèces. On remarque au microscope à balayage, qu'ils sont composés de plusieurs granulations en hexagone (décrites ci-dessus), mais dont 2 ou 3 grains primaires ont une taille supérieure. On appelle ces tubercules « *grains secondaires* » ; ils sont hémisphériques ou coniques.

Cette ornementation épicuticulaire est très homogène (planche 2 : photos aimablement communiquées par Z. Massoud) chez tous les *Hypogastruridae*, qu'ils soient édaphiques ou « cavernicoles ». Elle augmente la surface du corps et partant peut-être la surface d'échange respiratoire ; ces animaux ne possédant en effet pas de trachées. Cette fine granulation entraîne l'hydrophobie générale des téguments des *Hypogastruridae* qui sont difficilement « mouillables ».

3) PIGMENTATION ET DÉPIGMENTATION

Les granulations pigmentaires sont situées dans l'hypoderme. Selon leur concentration et leur teinte, elles donneront une couleur plus ou moins foncée à l'animal : les teintes de base sont le brun-rouge et le bleu. Ces grains se réunissent en taches nombreuses. La concentration des granulations diminue d'avant en arrière : les antennes et la tête sont les plus foncées, les derniers segments abdominaux sont un peu plus clairs. Sur la tête, ce sont les deux plages oculaires qui sont les plus sombres. Les zones intersegmentaires sont toujours plus claires ; la face ventrale l'est encore davantage.

Source : MNHN, Paris

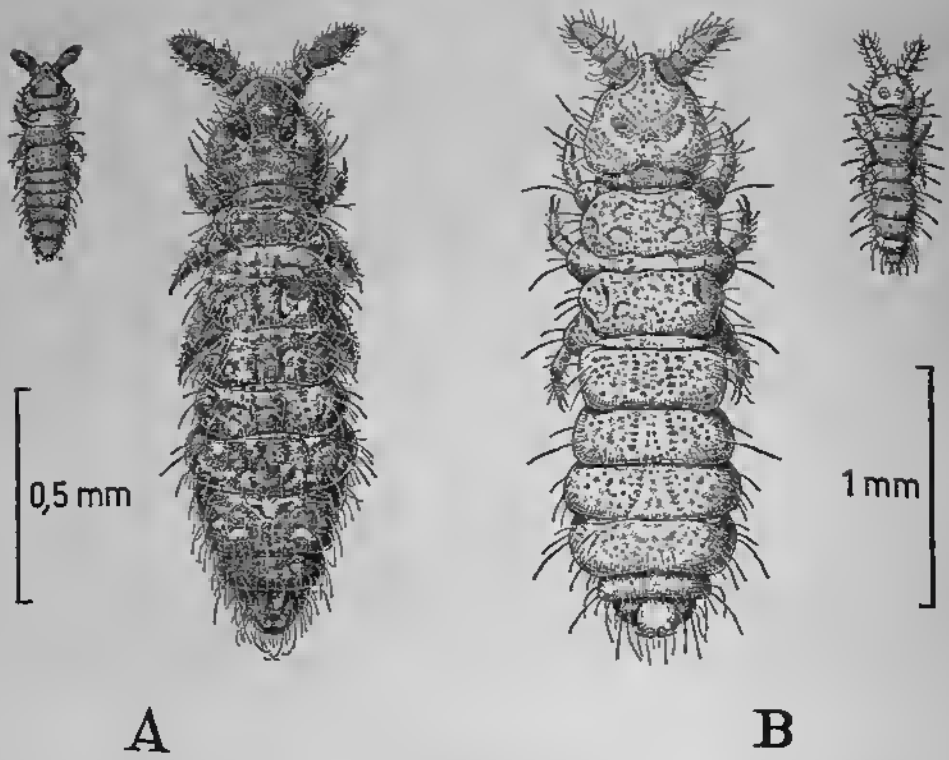


PLANCHE 3. — A) Habitus en vue dorsale d'un premier stade et d'un adulte de *Ceratophysella denticulata* ; B) Habitus d'un adulte et d'un premier stade de *Typhlogastrura balazuci*.

Les *Hypogastrura*, les *Ceratophysella* (planche 3, A) et les *Schoettella*, genres bémiédaphiques, sont bien pigmentés. La tache oculaire apparaît noire. Il y a d'assez grandes variations individuelles dans une même population : des adultes sont très foncés, presque noirs, surtout les plus âgés, d'autres sont beaucoup plus clairs. Chez *H. purpurescens* on trouve quelques individus albinos (ancienne variété *aureus*). Les populations vivant dans les grottes apparaissent dans leur ensemble nettement moins sombres que celles des mousses ou des litières. Chez ces populations « cavernicoles » au corps légèrement moins pigmenté, les taches oculaires le sont toujours autant. De plus, des populations de *Ceratophysella* bien pigmentées, récoltées dans des mousses ou de l'humus, se dépigmentent légèrement à l'obscurité. Cette dépigmentation s'accentue avec les générations et avec le temps passé à l'obscurité.

Chez les *Typhlogastrura* (planche 3, B) et les *Schaefferia*, genres respectivement troglobie et euédaphique, les individus sont jaune pâle, mais il existe encore des granulations pigmentaires brun pâle ; quelques-unes sont éparses, la plupart sont concentrées en petites taches brunes (15 à 20 μ de diamètre) espacées les unes des autres ; les plages oculaires sont un peu plus pigmentées ; les cornéules sont souvent marquées par une concentration un peu plus forte de pigment. Chez des espèces dépourvues d'ommatidies, telle *S. coeca*, l'aire oculaire présente deux régions plus foncées (Fig. 11, J) ; d'autres espèces possédant un nombre réduit de cornéules (2 ou 3 comme *S. pouadensis*) montrent plusieurs taches, 4 ou 5, sur la plage oculaire. Ce sont sans doute des restes de pigmentation, vestiges des cornéules régressées. Chez *S. decemoculata*, trouvée dans des mousses humides et froides, la dépigmentation est moins avancée ; les taches oculaires sont encore foncées, cette espèce présente d'ailleurs 5 + 5 cornéules.

Les *Mesogastrura* et les *Mesachorutes*, genres guanobies, sont totalement blancs et ne présentent pas de granulations résiduelles, sauf sur les zones oculaires sur lesquelles ressortent 2 taches formées de nombreuses granulations foncées autour et sur les cornéules ; ces 2 taches sont parfois fusionnées.

Quant aux *Acherontiella* (et aux *Willemia*), ils ne portent même plus trace de granulation pigmentaire sur les plages oculaires.

Source : MNHN, Paris

La cuticule n'est que très peu colorée. Chez les espèces endogées et « cavernicoles » la dépigmentation se fait par diminution du nombre de grains pigmentaires et parfois même par leur disparition totale. C'est un caractère adaptatif et général des formes euédaphiques (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951). La dépigmentation du corps se produit assez rapidement dans le milieu souterrain. La pigmentation des aires oculaires semble plus stable et sa diminution est en relation étroite avec la régression des cornéules.

II. — TÊTE

Rappelons que la tête est séparée du prothorax par un intersegment prothoracique qui apparaît dorsalement sous forme d'un bourrelet transversal. Sur la face dorsale de la tête, des sillons délimitent un certain nombre d'aires : postérieurement aux *bases antennaires* se trouvent les *aires oculaires* portant les cornéules ; à la limite de celles-ci et à la base des antennes sont placés les organes postantennaires. Entre les deux aires oculaires droite et gauche se trouve *l'aire frontale*. Celle-ci est séparée de *l'aire occipitale*, la plus postérieure des aires céphaliques, par *l'aire verticale*. Latéralement aux aires oculaires sont situées les *aires génales*. La *linea ventralis* divise longitudinalement en deux la face ventrale de la tête.

Rappelons aussi que les Collemboles sont *entotrophes*, leurs pièces buccales se trouvant dans une cavité (l'atrium) à l'intérieur de la tête ; chez les *Hypogastruridae*, comme chez la plupart des Collemboles, ces pièces buccales sont de type broyeur avec une mandibule comprenant une *pars apicalis* dentée et une *pars molaris* en forme de râpe.

1) ANTENNES

Chez tous les *Hypogastruridae*, elles sont assez courtes et ne dépassent pas la longueur de la tête : le rapport longueur de l'antenne sur longueur de la tête est à peu près toujours le même (proche de 0,9 à 1). Elles sont toujours constituées par 4 articles non subdivisés. Les deux premiers sont ornés de poils ordinaires. Le troisième porte un organe sensoriel, l'*organe antennaire III*, situé sur la partie distale externe (Fig. 10, F a) ; cet organe est toujours formé par deux sensilles, soit en forme de tube cylindrique droit à apex arrondi, soit en forme de massue. Ces deux sensilles sont placés dans une petite fossette du tégument et sont encadrés par deux sensilles de garde plus longs et plus fins. Il existe chez certaines espèces un autre petit sensille court, globuleux, logé légèrement en dessous dans une fossette tégumentaire.

Le quatrième segment antennaire présente des sensilles et un organe apical. Le nombre et la forme des sensilles sont variables. Il existe toujours un petit sensille court et globuleux logé dans une fossette tégumentaire encadré par deux sensilles subapico-externes. De plus, on trouve selon les genres et les espèces de 3 à 9 sensilles, en général 4 ou 5, en position médio-dorsale (Fig. 10 et 11, F). Ces sensilles sont toujours en forme de tube cylindrique légèrement recourbé, à apex arrondi sauf chez quelques espèces d'*Acherontiella* et de *Xenylla* où ils ont une forme sphérique.

L'organe apical exsertile est en général simple, le pied étant logé dans un alvéole à l'intérieur du segment antennaire, la tête renflée dépassant seule à l'extérieur. Chez certains *Typhlogastrura* et quelques rares *Ceratophysella* (*C. granulata* et parfois *C. armata*), l'organe apical est trilobé. A côté de cet organe se trouve toujours une éminence sub-cylindrique avec un long poil. Ce segment, ainsi que le troisième, portent eux aussi de nombreux poils ordinaires.

2) ORGANE POSTANTENNAIRE

Cet organe s'insère entre la base de l'antenne et l'aire oculaire et a été rapproché par DENIS (1925) de l'organe de Tömösvary des Myriapodes. Il est de forme et de taille variables chez les

Source : MNHN, Paris

Hypogastruridae et constitué d'un certain nombre de tubercules périphériques disposés en cercle autour d'une base commune. Le nombre de tubercules varie selon les espéces de 3 à 9 (en général 4 ; exceptionnellement 15 chez *H. monstruosa*) et varie parfois au sein même des espèces (de 1 à 4 unités, surtout chez les genres *Typhlogastrura, Schaefferia, Mesogastrura* et *Mesachorutes*). Les tubercules sont plus ou moins allongés selon les espèces ; ils présentent parfois des vésicules secondaires et ont des formes irrégulières (par exemple chez *T. breuilli* et chez *M. quadriocellatus*). Chez les *Mesogastrura* et chez *Schoettella inermis* les tubercules sont très peu saillants ; chez certains individus ils sont même absents, seule la base étant encore présente. Les *Acherontiella*, ainsi que les *Xenylla*, les *Acherontides* et *Mesogastrura spelaea*, en sont dépourvus. Cet organe a varié selon les lignées et non en fonction du mode de vie des espèces.

3) STRUCTURE ET RÉGRESSION DE L'APPAREIL OCULAIRE

Les *Hypogastruridae* possèdent des yeux simples, en général de type *eucône*, se présentant extérieurement par des cornéules sphériques et bombées réparties sur l'aire oculaire. Nous étudierons tout d'abord les espéces possédant le nombre complet de cornéules, c'est-à-dire 8 sur chacune des deux aires, puis celles dont le nombre est réduit mais fixe, enfin celles dont le nombre est réduit mais variable.

La structure de l'œil sur coupe optique a fait l'objet d'étude chez des espéces épigées telles *Podura aquatica* (*Poduridae*) et *Anurida maritima* (*Neanuridae*) par Willem (1900).

Les centres optiques ont été étudiés par Holmgren (1916) chez *Tomocerus plumbeus* (*Entomobryidae*), par Hanström (1940) chez *Orchesella* sp. (*Entomobryidae*) et chez *Isotoma* sp. (*Isotomidae*).

a) Structure de l'appareil oculaire chez les Hypogastruridae à nombre complet de cornéules

Nous trouvons 8 + 8 cornéules chez tous les *Schoettella* et les *Triacanthella*, chez presque tous les *Hypogastrura* (sauf *H. parva* avec 6 + 6 ; *H. pallida* avec 5 + 5) et chez presque tous les *Ceratophysella* (sauf, entre autres, *C. duodecimoculata* et *C. elegans* avec 6 + 6 ; *C. bidentata* avec 5 + 5 cornéules ; quant à *C. cavicola* la variabilité va, dans certaines populations, de 3 + 3 à 8 + 8 cornéules d'après Strebel, 1965 avec 5 + 5 dans 37% des cas).

Nous avons étudié trois espéces : *H. purpurescens, C. bengtssoni* et *C. denticulata*. La structure des ommatidies est mieux visible chez la première espèce qui est de plus grande taille (1,8 à 2 mm) ; nous décrirons donc l'appareil visuel chez celle-ci.

α) Situation et aspect extérieur de l'appareil oculaire de *Hypogastrura purpurescens*

Les aires oculaires portent chacune 3 poils (Oc_1 à Oc_3) et sont fortement pigmentées d'où leur nom de « taches » oculaires. Les 8 cornéules sont souvent séparées les unes des autres par des grains tégumentaires normaux mais parfois elles se touchent. Leur position est toujours la même ; Guthrie (1906) les a désignées des lettres A à H (Fig. 5 a). Leur diamétre (15 à 18 μ) est toujours plus grand que celui des grains tégumentaires et leur surface, au microscope photonique, apparaît circulaire, parfois légérement elliptique, lisse et bombée. Chez certaines espéces, l'étude des cornéules au microscope à balayage (× 20 000) met en évidence une surface à aspect de mosaïque formée d'éléments cubiques (0,2 μ de côté) séparés par des sillons étroits (chez *Isotomurus palustris*, par exemple, étudiée par Palévody, 1968).

β) Structure des ommatidies et des centres optiques

Une ommatidie de *H. purpurescens* se compose d'un systéme optique et d'un systéme récepteur avec pigment. Elle est de type *eucône* (Fig. 1). Le système optique est formé d'une cornée, de cellules corméagénes, de cellules de Semper et d'un cristallin.

Source : MNHN, Paris

La *cornée* présente deux couches. L'*épicuticule cornéenne* est en continuité avec l'épicuticule tégumentaire et possède les mêmes caractéristiques, notamment l'épaisseur (0,5 μ environ) et la subdivision en 2 zones : la zone externe plus foncée, formée de la couche externe très mince et de la couche lipidique et la zone interne, plus claire, formée de la couche protéinique (Lower, 1958). L'*endocuticule cornéenne* mesure 3 à 4μ d'épaisseur alors que l'endocuticule tégumentaire est plus mince : 1 à 2 μ. La cornée est sécrétée par les cellules cornéagénes. Elle présente en coupe une face externe convexe et une face interne plan-concave.

Le *cristallin* homogène, souvent déformé par les fixateurs est en général sphérique (6 μ de ∅) ; il est surmonté de 4 *cellules cornéagènes* aplaties, à noyaux plats, qui le séparent de la cornée. Latéralement, accolées au cristallin, se trouvent 4 cellules allongées et pigmentées, les *cellules de Semper* à petits noyaux circulaires (∅ : 1 μ).

Le systéme récepteur est composé de 7 *cellules rétiniennes* pigmentées. Chaque cellule a une partie interne différenciée en rhabdomére ; son noyau (∅ : 1 à 2 μ) est situé à mi-hauteur en général. Les 7 cellules sont réparties en deux étages : l'un externe et apical entourant en partie le second interne et basal. Les deux systémes de rhabdomères accolés dans le même axe à la suite l'un de l'autre forment les *rhabdomes*. La partie supérieure, juste au-dessous du cristallin, est à peu près sphérique (∅ : 4 à 6 μ) ; la partie inférieure est plus cylindrique (∅ : 2 à 3 μ). Les 8 ommatidies sont entourées de grosses cellules plus ou moins pigmentées avec des noyaux volumineux de tailles diverses. Le tout est limité par une membrane basale interne.

Dans le prolongement des rhabdomes sort une branche du nerf optique qui parcourt un assez long trajet (24 à 30 μ) avant de pénétrer dans le cerveau. Les différentes branches du nerf optique provenant des 8 ommatidies se réunissent, pour certaines, deux à deux à leur sortie des cellules rétiniennes et, toutes, très près du cerveau en un nerf optique (∅ : 1 μ) avant de pénétrer dans les centres nerveux.

Les centres optiques forment des lobes latéraux (lobes optiques) bien développés au niveau du protocérébron ; en coupe transversale, ils occupent presque la moitié de la largeur du cerveau. Le nerf optique émerge en avant de ces lobes. Les fibres optiques passent dans la *lamina ganglionaris* (ganglion optique I, de 10 à 12 μ de ∅) puis, après un chiasma (externe), arrivent dans la *medulla externa* (ganglion optique II, de 18 μ sur 10 μ) et enfin après un autre chiasma (interne), pénétrent dans la *medulla interna* (ganglion optique III). Les chiasmas sont peu visibles ; nous avons contrôlé leur présence chez *Orchesella villosa* (*Entomobryidae*), espéce plus grosse, à l'aide de techniques d'imprégnations argentiques.

Chez *H. purpurescens*, l'appareil oculaire est donc complet et les centres optiques sont bien développés.

C. bengtssoni présente elle aussi 8 + 8 cornéules. Elle est plus petite que l'espéce précédente (longueur totale : de 1 à 1,3 mm). Les structures des ommatidies et des centres optiques sont semblables à celles étudiées précédemment ; les seules différences portent sur les tailles relatives des organes : le diamétre des cornéules (8 à 9 μ), du cristallin (3 μ), la longueur du nerf optique (8 à 10 μ), son diamétre (0,6 μ), l'épaisseur de la cuticule (1 à 2 μ) sont environ moitié moindres. La surface d'une cornéule (50 μ^2 environ) est égale au quart de celle d'un *H. purpurescens*. Les centres visuels sont plus petits (*lamina ganglionaris :* 8 à 10 μ de ∅ contre 10 à 12 ; *medulla externa :* 14 μ sur 8 μ contre 18 μ sur 10 μ) ; ce qui fait en volume une réduction de prés de la moitié, réduction en rapport avec la taille de cette espéce. Il en est de même pour *C. denticulata*.

b) Structure de l'appareil oculaire chez les Hypogastruridae à nombre réduit (parfois nul) mais fixe de cornéules

Extérieurement, la régression est caractérisée par la disparition d'un certain nombre de cornéules, en général toujours aux mêmes emplacements. Chez une même espéce il y a parfois de rares variations individuelles. De plus, le diamétre des cornéules peut être légérement réduit.

Source : MNHN, Paris

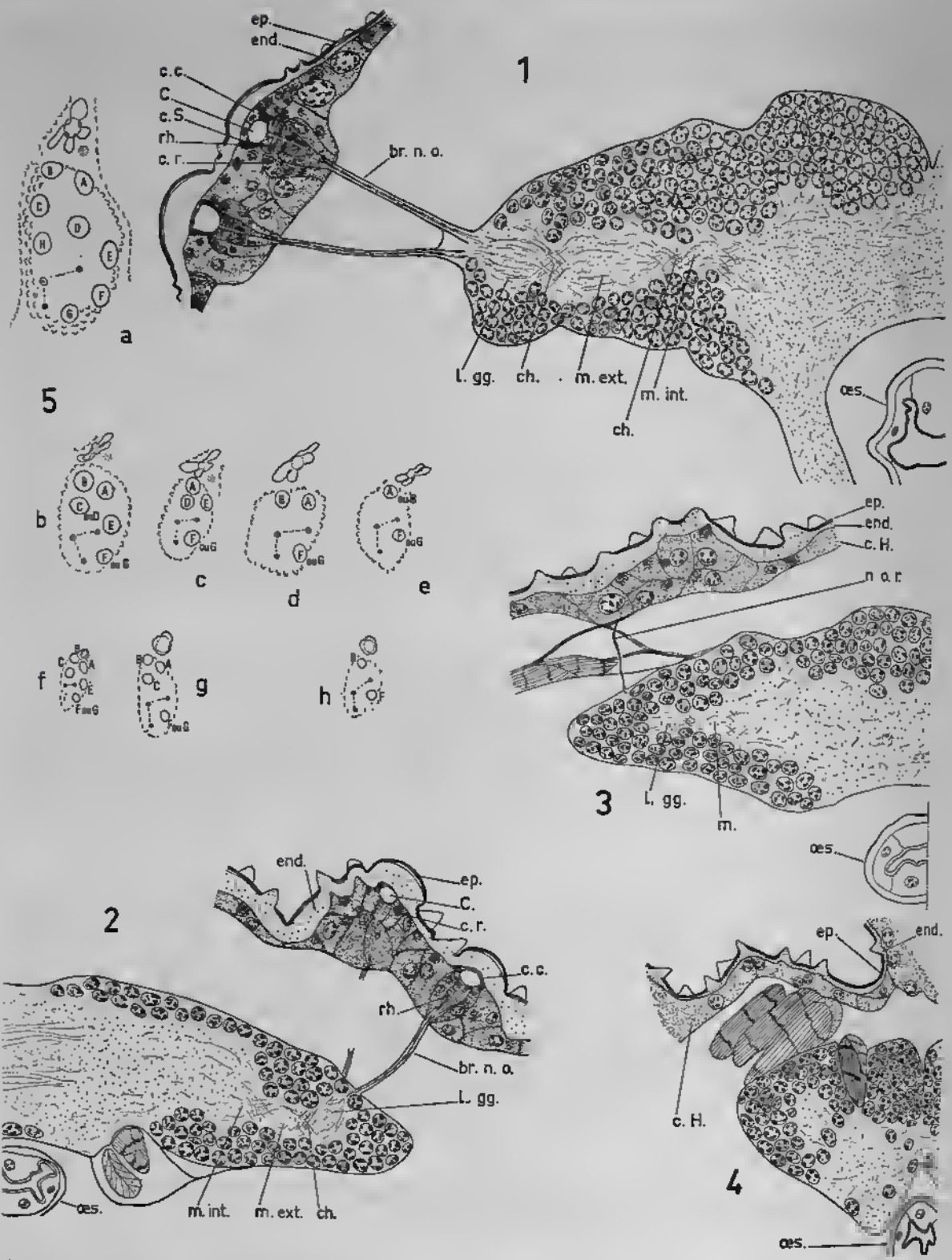


FIG. 1. — Coupe transversale de *Hypogastrura purpurescens* passant par 2 des 8 cornéules gauches et par les centres optiques (semi-schématique d'après 3 coupes ; × 693).

FIG. 2. — Coupe transversale de *Schaefferia willemi* passant par 2 des 4 cornéules droites et par les centres optiques (semi-schématique d'après 2 coupes ; × 693).

Source : MNHN, Paris

α) ÉTUDE DU NOMBRE, DE L'EMPLACEMENT ET DU DIAMÈTRE DES CORNÉULES SUBSISTANTES

Dans le genre *Schaefferia* nous avons trouvé les régressions suivantes :

S. decemoculata (Stach, 1939) : (Longueur totale : 1,5 mm) avec 5 + 5 cornéules (⌀ moyen : 14 μ) ; les cornéules C ou D, F ou G et H manquent (Fig. 5 b).

S. willemi (Bonet, 1930) : (L. totale : 1,6 mm) avec 4 + 4 (⌀ : 12 μ) ; les cornéules B, C, F ou G et H manquent (Fig. 5 c). Sur 130 individus nous en avons trouvé un avec 4 + 5 cornéules.

S. sexoculata (Gisin, 1947) : (L : 1,3 mm) avec 3 + 3 (⌀ : 12 μ) ; B, C, E, F ou G et H manquent.

S. lindbergi Gama, 1962 : (L : 1 mm) avec 3 + 3 (⌀ : 10 μ) ; A ou B, C ou D, E, F ou G et H manquent.

S. emucronata Absolon, 1900 : (L : 1,2 à 1,6 mm) avec 3 + 3 (⌀ : 12 μ) ; C, D, E, F ou G et H manquent (Fig. 5 d). Sur 50 individus nous en avons trouvé un avec 3 + 4 cornéules, cinq avec 2 + 3 et deux avec 2 + 2.

S. quadrioculata (Stach, 1939) : (L : 1,3 mm) avec 2 + 2 (⌀ : 11 μ) ; A ou B, C, D, E, F ou G et H manquent (Fig. 5 e). GISIN a trouvé quelques rares individus avec 1 + 1 ou 1 + 2 cornéules.

S. ariegica (Cassagnau, 1959) : 2 + 2.

S. coeca (Cassagnau, 1959) : 0 + 0 ; sur 100 individus étudiés nous en avons trouvé un avec 1 + 1 et un avec 1 + 0 cornéules ; le diamètre de ces cornéules est alors de 2,5 à 3 μ seulement.

Dans le genre *Typhlogastrura :*

T. breuilli Thibaud, 1967 : (L : 2,1 mm) avec 3 + 3 et 2 + 3 (⌀ : 12 μ) ; B, C, D, F ou G et H manquent.

T. atlantea (Gisin, 1952) : 0 + 0.

T. mendizabali (Bonet, 1930) : 0 + 0.

Dans le genre *Mesogastrura :*

M. libyca (Caroli, 1914) : (L : 1 à 1,5 mm) avec 5 + 5 (⌀ : 10 μ) ; D, F ou G et H manquent. (Fig. 5 f). Un exemplaire sur 500 étudiés par GOTO possédait 5 + 6 cornéules.

M. boneti (Tarsia in Curia, 1941) : (L : 1 à 1,5 mm) avec 4 + 4 (⌀ : 8 μ) ; D, E, F ou G et H manquent (Fig. 5 g). Deux exemplaires sur une cinquantaine avaient seulement 3 + 3 cornéules, la postérieure manquant.

M. ojcoviensis (Stach, 1918) : (L : 1 à 1,3 mm) avec 2 + 2 (⌀ : 8 μ) ; A, C, D, E, G et H manquent (Fig. 5 h).

M. coeca Cassagnau, 1959 : 0 + 0.

M. spelaea (Ionesco, 1923) : 0 + 0.

Dans le genre *Mesachorutes :*

M. cionii Denis, 1934 : (L : 1,2 à 1,5 mm) avec 2 + 2 (⌀ : 10 μ) ; A ou D, B, C, E, F ou G et H manquent. Il y a quelquefois 3 + 3 cornéules.

M. marlieri Delamare, 1947 : (L : 1,3 mm) avec 2 + 2 (⌀ : 10 μ) ; A, B, C, E, F ou G et H manquent.

M. quadriocellatus Absolon, 1900 : (L : 1,3 à 1,6 mm) avec 2 + 2 (⌀ : 10 μ) ; A, B, C, E, F ou G et H manquent. Sur 150 individus nous en avons trouvé deux avec 3 + 2 cornéules.

Le genre *Xenylla* a 5 + 5 cornéules ; le genre *Xenyllogastrura* en comporte 4 + 4 ou 2 + 2 selon les espèces ; enfin les genres *Acherontiella* et *Willemia* en sont toujours dépourvus.

FIG. 3. — Coupe transversale de *Schaefferia coeca* passant par la région des lobes optiques résiduels (semi-schématique d'après 2 coupes ; × 693).

FIG. 4. — Coupe transversale de *Acherontiella variabilis* passant par la région présumée des lobes optiques (semi-schématique ; × 693).
C : cristallin ; C.c : cellule cornéagène ; c.S : cellule de Semper ; c.r : cellule rétinienne ; rh : rhabdome ; br.n.o : branche du nerf optique ; n.o.r : nerf optique résiduel ; l.gg : *lamina ganglionaris ;* ch : chiasma ; m.ext : *medulla externa ;* m. int : *medulla interna ;* m : *medulla* fusionnées ; ep : épicuticule ; end : endocuticule ; oes : œsophage ; c.H : cellule hypodermique.

FIG. 5. — Aires oculaires droites (× 450) de : a) *Hypogastrura purpurescens,* b) *Schaefferia decemoculata,* c) *S. willemi,* d) *S. emucronata,* e) *S. quadrioculata,* f) *Mesogastrura libyca,* g) *M. boneti,* h) *M. ojcoviensis.*

Source : MNHN, Paris

β) Structure des ommatidies et des centres optiques

Chez *Schaefferia willemi* (4 + 4) le système optique d'une ommatidie (Fig. 2) est également formé d'une cornèe, de cellules cornéagénes, de cellules de Semper et d'un cristallin. Les cornéules ont un diamètre de 11 à 13 μ (surface de 110 μ² environ). La cornée présente deux couches. L'épicuticule cornéenne a la même épaisseur (0,5 μ) et la même subdivision en deux zones (externe-lipidique et interne-protéinique) que l'èpicuticule du tégument avoisinant. L'endocuticule est légèrement plus épaisse (3 μ au lieu de 2) et bombée au niveau de la cornéule. Le cristallin est homogéne et sphérique (⌀ : 2 à 3 μ). Il est surmonté de cellules cornéagènes très plates, aux noyaux rejetés latéralement, qui le sèparent de la cornée. Sur le côté du cristallin, nous trouvons des cellules de Semper très petites, à noyaux arrondis.

Le systéme récepteur comprend 7 cellules rétiniennes pigmentées avec chacune un rbabdomère et un noyau arrondi (⌀ : 1 μ). Les rhabdomères accolés en deux systèmes superposés forment les rbabdomes. Le système apical, cylindrique (3 μ de haut, 2 μ de ⌀), surmonte le système interne (2 μ de haut, 1 μ de ⌀). Les quatre ommatidies sont entourées de grosses cellules légèrement pigmentées, à noyaux arrondis. Le tout est limité par une membrane basale.

Les différentes branches du nerf optique sont assez longues (15 μ). Elles ne se réunissent que tout près du cerveau. Les fibres optiques traversent la *lamina ganglionaris* assez bien développée (7 μ de ⌀, ce qui fait un volume inférieur à celui de *C. bengtssoni*, espèce à 8 + 8 cornéules), puis aprés un chiasma, elles arrivent dans la *medulla externa* et pénètrent, après un nouveau chiasma, dans la *medulla interna*.

Chez cette espèce, l'appareil oculaire est donc réduit à 4 + 4 ommatidies bien développées. Il n'y a pas trace des ommatidies absentes. Les centres optiques ont une réduction de volume corrélative avec le nombre des cornéules disparues et sont en rapport avec la taille de l'animal.

Nous avons vérifié cela aussi pour *S. decemoculata* et *M. libyca* (5 + 5), *S. sexoculata* (3 + 3), *S. quadrioculata*, *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus* (2 + 2) où le volume des centres optiques est proportionnel au nombre de cornéules subsistantes et en rapport aussi avec la taille respective de chaque espèce.

Chez *Schaefferia coeca* il n'y a plus trace de cornéule (0 + 0). Au niveau de l'aire oculaire (Fig. 3), l'épicuticule (0,5 μ d'épaisseur) et l'endocuticule sont présentes mais cette dernière est partout d'égale épaisseur (2 μ) et ne présente pas de renflement caractéristique d'une cornée. En dessous, nous trouvons de grosses cellules foncées à gros noyaux (⌀ : 2 à 5 μ) riches en chromatine. Il n'y a aucune trace de cristallin, ni de cellules rétiniennes. Un très fin nerf optique est présent, mais il n'est pas visible sur toutes les coupes.

Les centres optiques subsistent mais ils sont réduits. La *lamina ganglianaris* a un diamètre de 4 à 5 μ ; les *medulla*, difficilement différenciables l'une de l'autre, ont une largeur de 4 à 6 μ. Cela fait en volume une réduction de 4 fois environ par rapport à *S. willemi*. Chez *S. coeca* subsistent donc les centres visuels d'une espèce qui aurait encore 1 + 1 cornéules.

Chez *Mesogastrura caeca* (0 + 0), nous trouvons des centres visuels encore assez bien développés, du volume de ceux d'une espèce avec 3 + 3 ou 2 + 2 cornéules.

Acherontiella variabilis, comme toutes les espéces de ce genre, est dépourvue de cornéule. Au niveau de l'aire oculaire (Fig. 4), sous la cuticule normale, nous trouvons une couche de cellules hypodermiques banales, sans granulation pigmentaire, à noyaux arrondis (⌀ : 1 μ). Nous ne trouvons ni ommatidies, ni nerf optique. En coupe transversale, dans la région présumée des centres optiques, le cerveau a une largeur réduite par la régression des lobes latéraux consécutive à la disparition de la *lamina* et des *medulla*. La régression est ici totale.

c) Structure de l'appareil oculaire chez les Hypogastruridae à nombre réduit et variable de cornéules

Extérieurement la régression est aussi caractérisée par la disparition d'un certain nombre de cornéules, mais ce nombre varie au sein d'une même espèce, d'un individu à l'autre. Nous avons ici une instabilité notoire des structures oculaires.

Source : MNHN, Paris

α) Étude du nombre, de l'emplacement et du diamètre des cornéules subsistantes

Dans le genre *Schaefferia :*

S. pouadensis Delamare, 1945 : (Longueur : 1,6 mm) avec 2 + 1 à 3 + 4, en général 3 + 3 cornéules (⌀ : de 4 à 8 μ, en moyenne de 5,5 μ) ; les cornéules A ou B, C, D, F ou G et H manquent alors. Pour cent individus, jeunes et adultes, nous avons : 3 + 4 : 5% ; 3 + 3 : 63% ; 3 + 2 : 17% ; 3 + 1 : 5% ; 2 + 2 : 6% ; 4 + 2 : 2% ; 2 + 1 : 2%. Ce qui fait :

par aire oculaire :

1 cornéule chez 3,5%,
2 cornéules chez 16,5%,
3 cornéules chez 76,5%,
4 cornéules chez 3,5%.

par individu :

7 cornéules chez 5%,
6 cornéules chez 65%,
5 cornéules chez 17%,
4 cornéules chez 11%,
3 cornéules chez 2%.

Dans le genre *Typhlogastrura :*

T. balazuci Delamare, 1951 : (L : 2,2 à 2,5 mm) avec de 0 + 0 à 3 + 3 cornéules (⌀ : de 3 à 9 μ ; en moyenne 5,8 μ). Sur 248 jeunes et adultes, nous avons : 3 + 3 : 1% ; 2 + 3 : 3% ; 3 + 1 : 2% ; 3 + 0 : 1% ; 2 + 2 : 2% ; 2 + 1 : 25% ; 2 + 0 : 5% ; 1 + 1 : 23% ; 0 + 1 : 28% ; 0 + 0 : 10% ; ce qui fait :

par aire oculaire :

0 cornéule chez 27%,
1 cornéule chez 50,5%,
2 cornéules chez 18,5%,
3 cornéules chez 4%.

par individu :

6 cornéules chez 1%,
5 cornéules chez 3%,
4 cornéules chez 4%,
3 cornéules chez 26%,
2 cornéules chez 28%,
1 cornéule chez 28%,
0 cornéule chez 10%.

Les cornéules subsistantes sont difficilement homologables. Quand il n'y a qu'une cornéule (Fig. 8 a) elle est située dans la moitié des cas à l'avant (A ou B ou D) et dans l'autre moitié à l'arrière (F ou G) ; quand il y a 2 cornéules (Fig. 8 b) l'une est à l'avant (A ou B ou D ou E), l'autre à l'arrière (F ou G) ; quand il y en a 3 (Fig. 8 c), nous en avons toujours une à l'avant (A ou B ou D), une à l'arrière (F ou G) et une intermédiaire (E). Les aires oculaires sont toujours légèrement plus pigmentées que le reste du corps.

T. subterranea (Carl, 1906) : (L : 2 à 2,5 mm) avec de 0 + 0 à 3 + 4 cornéules (⌀ : 3 à 8 μ, en moyenne : 5 μ).

β) Structure des ommatidies et des centres optiques chez *Typhlogastrura balazuci*

Deux cas sont à étudier selon que l'individu possède ou non des cornéules résiduelles.

1) *T. balazuci possédant une ou plusieurs cornéules résiduelles* (Fig. 6).

Le système optique est formé d'une cornée et de cellules cornéagénes. La cornée biconcave a un diamétre réduit (5,8 μ en moyenne) ; elle présente deux couches : l'épicuticule, prolongation de celle du tégument avec même épaisseur (0,5 μ) et même composition (couches lipidique et protéinique) et l'endocuticule plus épaisse (3 à 4 μ contre 1 à 2 μ). Sous la cornée, nous trouvons des cellules cornéagénes peu différenciées à noyaux arrondis (⌀ : 2 à 3 μ).

Le système récepteur se compose de cellules rétiniennes (4 ?) légérement pigmentées, entourées de cellules banales, elles aussi pigmentées, à gros noyaux. Une membrane basale limite le tout. Nous avons donc ici une *ocelle acône* à structure simplifiée. Willem (1900) avait trouvé une structure semblable chez *Anurida maritima* (*Neanuridae*).

Dans le prolongement des cellules rétiniennes émerge une branche du nerf optique qui parcourt un trajet de 15 à 30 μ avant de pénétrer dans le cerveau. Les différentes branches de ce nerf se réunissent parfois à leur sortie des cellules visuelles et souvent tout prés des lobes optiques en un court nerf optique (⌀ : 2 à 3 μ), mais parfois aussi elles restent individualisées.

Source : MNHN, Paris

Les centres optiques sont bien développés dans les lobes latéraux du cerveau : en coupe transversale, ils occupent encore presque la moitié de sa largeur. Les fibres optiques passent dans la *lamina ganglionaris* bien individualisée (9 à 10 μ de ⌀) ; après un chiasma peu visible, elles arrivent dans les *medulla* ici réunies, ce qui correspond à un premier degré de régression, ainsi que BERNARD (1937) l'a signalé chez des Coléoptères cavernicoles.

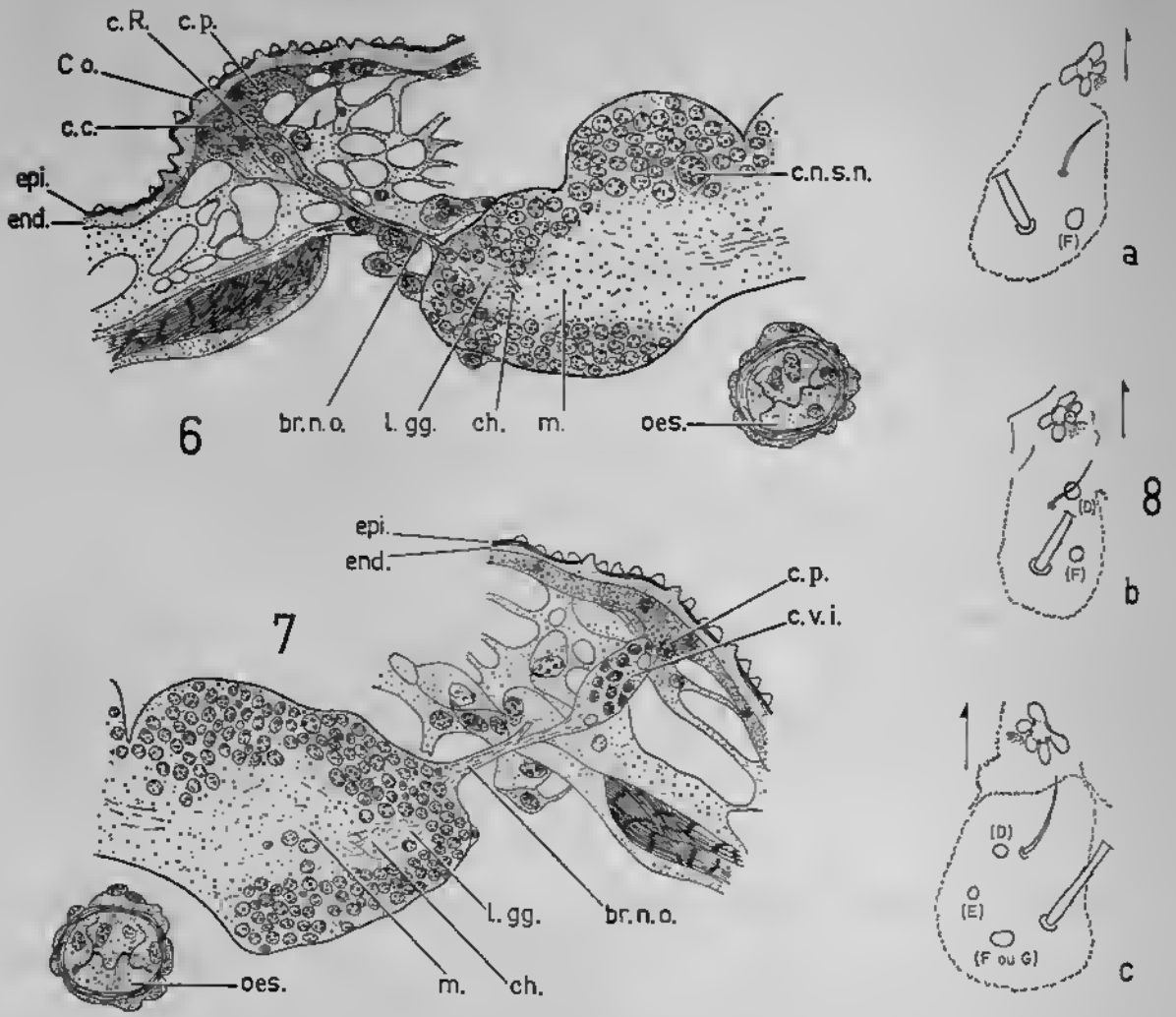


FIG. 6. — Coupe transversale de *Typhlogastrura balazuci* au niveau d'nne cornéule résiduelle et des centres optiques (semi-schématique d'après 3 coupes ; × 470).

FIG. 7. — Conpe transversale de *Typhlogastrura balazuci* au niveau d'une ocelle régressée et des centres optiques (semi-schématique d'après 3 coupes ; × 470).

Co : cornée ; c.c : cellule corméagène ; c.r : cellule rétinienne ; br.n.o : branche du nerf optique ; l.gg : *lamina ganglionaris* ; ch : chiasma ; m : *medulla* fusionnées ; œs : œsophage ; epl : épicuticule ; end : endocuticule ; c.n.s.n : cellules neuro-secrétrices nucales ; c.p : cellules pigmentaires ; c.v.i : cellules visuelles indifférenciées.

FIG. 8. — Aires oculaires de *Typhlogastrura balazuci* (× 375) avec : a) une cornéule résiduelle, b) 2 cornéules, c) 3 cornéules.

2) *T. balazuci sans cornéule résiduelle* (Fig. 7).

A la place des cellules rétiniennes, nous découvrons des cellules indifférenciées à noyaux foncés (⌀ : 2 μ). Le nerf optique n'est pas régressé, ni les centres optiques dont la *lamina gan-*

Source : MNHN, Paris

glionaris présente le même diamètre. Les *medulla* sont fusionnées. Chez certains individus subsistent quelques cellules qui semblent pouvoir être rapportées à des cellules visuelles indifférenciées.

Qu'il subsiste ou non des cornéules, nous trouvons donc, dans la plupart des cas, sous les régions A ou B ou D, E et F ou G, soit des cellules rétiniennes s'il y a une cornée, soit des cellules indifférenciées s'il n'y en a pas. Dans tous les cas, le nerf optique subsiste et les centres optiques sont relativement bien développés. En effet, la *lamina* a un diamètre de 9 à 10 μ, ce qui fait en volume une réduction d'un peu moins de la moitié environ par rapport à *H. purpurescens*, espèce de taille voisine avec 8 + 8 cornéules ; ce volume est un peu supérieur à celui que l'on trouve chez *S. willemi*, espèce de taille un peu inférieure et avec 4 + 4 cornéules. Les *medulla* sont difficilement distinguables l'une de l'autre ; elles sont bien développées (12 à 16 μ de large en C.T.). On peut conclure que les centres visuels de *T. balazuci* sont aussi développés que ceux d'une espèce qui posséderait encore 3 + 3 cornéules.

Nous trouvons la même structure chez *S. pouadensis* qui possède des centres optiques comparables, en volume, à ceux d'une espéce qui aurait aussi 3 + 3 cornéules.

d) Développement postembryonnaire de l'appareil oculaire

L'étude de cet appareil chez les jeunes est assez difficile, en raison de leur petite taille. Le nombre, la position et la structure des cornéules et ommatidies sous-jacentes, chez les jeunes, sont identiques à ceux des adultes. Chez les espèces à nombre réduit de cornéules, ou à ocelles régressées, nous n'observons jamais, chez le jeune à l'éclosion, la structure d'un œil complet et normal qui régresserait au cours de la croissance, ainsi que cela se voit chez beaucoup de cavernicoles ; nous pensons qu'il s'effectue un arrêt précoce du développement des ommatidies au cours de l'organogenése embryonnaire.

e) Conclusions

Chez les *Hypogastruridae*, nous trouvons des espèces à nombre complet de cornéules (8 + 8) telles *Hypogastrura purpurescens* et *Ceratophysella denticulata*, auxquelles correspondent des ommatidies de type eucône avec une cornée, des cellules cornéagènes, un cristallin, des cellules de Semper, des cellules rétiniennes avec rhabdomes se prolongeant en un nerf optique qui arrive dans les centres visuels. Ceux-là, formés de la *lamina ganglionaris* et des deux *medulla* séparées, ont un volume en rapport avec la taille de l'espéce. Cela, en général, chez les genres hémiédaphiques : *Ceratophysella*, *Hypogastrura* et *Schoettella*. Cette structure est stable.

Dans cette famille, la régression oculaire passe par plusieurs étapes évolutives régressives chez les genres euédaphiques et « cavernicoles ». Chez certaines espèces, elle se caractérise uniquement par la disparition d'un certain nombre de cornéules et des ommatidies correspondantes. Les ommatidies subsistantes sont du même type que celles des espèces à 8 + 8 cornéules. Ainsi, chez *Schaefferia willemi* il en subsiste 4 + 4, chez *Mesogastrura ojcoviensis* 2 + 2. Chez *Schaefferia coeca* et *Acherontiella variabilis* il n'en subsiste aucune ; il n'y a plus d'ommatidies et le nerf optique est même totalement régressé chez la dernière espéce. La réduction en volume des centres optiques est proportionnelle à celle du nombre de cornéules. Mais chez les espèces anophthalmes la régression de ces centres est plus ou moins poussée ; chez *S. coeca* et surtout *M. coeca* ils subsistent légèrement, alors qu'ils ont disparu chez *A. variabilis*. Il est à noter d'ailleurs que les espéces du genre *Acherontiella* sont toujours dépourvues de cornéules, alors que la plupart de celles du genre *Schaefferia* en sont encore pourvues. Les deux *medulla* sont plus ou moins fusionnées. Chez ces espèces donc, la régression oculaire se fait par la disparition d'un certain nombre de cornéules et des ommatidies correspondantes ; les cornéules subsistantes sont de taille normale et les omma bien développées.

Chez *Typhlogastrura balazuci* et *Schaefferia pouadensis* la régression s'effectue selon deux processus : disparition d'un certain nombre de cornéules comme chez les espéces précédentes

Source : MNHN, Paris

et régression partielle des cornéules persistantes (de 0 à 3 par aire oculaire) ; nous n'avons plus alors d'ommatidies classiques eucônes mais des ocelles acônes plus simples. Les ocelles subsistantes ou selon le cas les amas de cellules indifférenciées sont toujours situés dans les mêmes régions. Ommatidies eucônes et ocelles acônes sont des formations homologues dont la deuxième dérive de la première par régression, comme le pensait Willem. Le nerf optique et les centres visuels sont toujours présents. Le volume de ces derniers est pratiquement toujours le même quel que soit le nombre de cornéules restantes ; il est équivalent à celui d'une espèce qui aurait 3 + 3 cornéules. Nous observons ici encore une régression centripète : disparition de cornéules, arrêt de la différenciation des cellules rétiniennes, subsistance de branches du nerf et centres optiques réduits de moitié ; mais de plus, sous les cornéules résiduelles, nous ne trouvons que des ocelles acônes.

Certaines modalités de la régression de l'appareil oculaire des *Hypogastruridae* sont à rapprocher de celles observées en particulier par Bernard (1937) chez de nombreux Insectes : la réduction du nombre des cornéules est comparable à la diminution du nombre de facettes ; la fusion des deux *medulla* rappelle des cas identiques chez plusieurs groupes d'Insectes, de même que la persistance de centres optiques cervicaux réduits chez des espèces anophthalmes. La disparition des centres optiques chez *Acherontiella variabilis* est identique à celle observée chez *Aphaenops cerberus* et *Duvalius delphinensis* (Coléoptères *Trechidae*).

Les régressions oculaires ne se rencontrent pas seulement chez les espèces « cavernicoles », elles s'effectuent aussi chez les espèces euédaphiques et même chez certaines hémiédaphiques-troglophiles (*Ceratophysella cavicola, C. bidentata*...) vivant dans des milieux proches du biotope cavernicole : obscurité le plus souvent totale, humidité relative presque toujours à saturation et température assez basse. Ces régressions semblent résulter de l'arrêt de la différenciation durant le développement embryonnaire.

III. — THORAX

Il est formé de trois segments tous bien visibles dorsalement et tous pourvus de poils. Entre chaque segment, on trouve un intersegment glabre. Chaque segment thoracique porte une paire de pattes. Les sternites sont réduits entre celles-ci et traversés par la *linea ventralis*.

1) LES PATTES

Les pattes des *Hypogastruridae*, comme d'ailleurs celles de tous les Poduromorphes, sont assez courtes : un mâle adulte de *Typhlogastrura balazuci* de 2 100 µ de long présente des pattes de 460 µ, un mâle adulte de *Schaefferia coeca* de 1 600 µ de long présente des pattes de 300 µ, un mâle adulte de *Ceratophysella bengtssoni* de 1 000 µ de long présente des pattes de 180 µ, un mâle adulte de *Hypogastrura purpurescens* de 2 000 µ de long a des pattes de 400 µ ; la longueur relative des pattes par rapport à la longueur du corps est légèrement plus grande chez les espèces les plus longues telles *T. balazuci* et *H. purpurescens*. Nous ne constatons aucun allongement spectaculaire des pattes chez les espèces à vie cavernicole.

Les pattes sont toujours constituées par les deux articles subcoxaux les rattachant aux sternites, le trochanter, le fémur, le tibiotarse, le prétarse et la griffe. Tous ces articles sont pourvus de poils. Sur le tibiotarse, les poils sont insérés sur deux rangées circulaires : la supérieure avec 7 ou 8 poils, l'inférieure avec le plus souvent 11 poils. Chez de nombreuses espèces certains poils de cette dernière rangée sont plus longs, on les appelle alors des « ergots » ; quand ils sont terminés par un petit bouton apical on les nomme « ergots capités » (cela chez de nombreux *Hypogastruro*, chez les *Schoetella*, les *Mesogastrura*, les *Mesachorutes*, les *Acherontiella* et chez certains *Xenylla*). Les 3 paires de pattes ont en général la même chétotaxie ; il y a cependant des variations spécifiques dans le nombre des ergots capités. La troisième paire de pattes est très légèrement plus longue que les deux premières.

Source : MNHN, Paris

2) LA GRIFFE

Insérée sur le prétarse, elle a, de profil, la forme d'une lame de couteau légèrement incurvée ventralement, à forte base et apex pointu. En coupe transversale, on distingue une carène principale interne (ventrale) et deux carènes latérales. A la base interne de la griffe un petit tubercule empodial porte l'empodium, formé d'une seule lamelle plus ou moins longue et renflée selon les espèces, parfois réduit à un court poil (*Mesogastrura* et *Mesachorutes*, certains *Acherontiella*) ou même absent (*Schoettella*, *Xenylla* et certains *Acherontiella*).

La crête interne de la griffe est le plus souvent, chez les *Hypogastruridae*, pourvue d'une dent : celle-là se situe au premier tiers apical chez les *Hypogastrura*, les *Schoettella*, les *Mesogastrura*, les *Mesachorutes*, les *Acherontiella* et les *Xenylla*, quand elle existe, et à la moitié chez certains *Ceratophysella*, les *Schaefferia* et les *Typhlogastrura*. Les crêtes latérales possèdent de plus petites dents situées à leur base.

Les griffes des *Typhlogastrura*, des *Schaefferia* et de certains *Ceratophysella* (entre autres : *C. armata*, *C. engadinensis*, *C. denticulata*, *C. tuberculata* et *C. cavicola*) sont plus fines, plus élancées (rapport longueur sur largeur plus élevé) et légèrement plus grandes, par rapport au tibiotarse, que celles des autres espèces (rapport tibiotarse/griffe = 1 à 1,1 chez ceux-ci, contre 1,3 à 1,5 chez ceux-là, avec par exemple pour *T. balazuci* adulte : long. griffe = 120 à 130 µ, long. tibiotarse = 130 à 140 µ et pour *C. bengtssoni* adulte : long. griffe = 35 à 40 µ, long. tibiotarse = 50 à 55 µ).

La surface cuticulaire de la griffe des *Hypogastruridae* présente la même ornementation fine que chez *Folsomia candida* (Palévody, 1968). Nous revenons dans la 4e partie, au chapitre de la vie épineustique, sur ce problème.

IV. — ABDOMEN

Les six segments abdominaux sont bien individualisés et de longueur à peu près égale, le cinquième étant seul légèrement plus court chez l'adulte. Ces segments portent tous des poils. Entre chaque segment s'intercale un étroit intersegment glabre. Seul, le deuxième segment ne porte ni « appendice », ni orifice.

1) TUBE VENTRAL

L'insertion de cet appendice impair sur la face ventrale du premier segment abdominal se fait par une courte base ornée de granulations tégumentaires et de quatre poils de chaque côté, parfois cinq. Cette base porte une paire de très courtes vésicules exsertiles lisses et glabres.

2) RÉTINACLE

Situé sur la face ventrale du troisième segment abdominal, il est formé d'un petit corps médian et de deux rames munies chacune de trois ou quatre dents qui servent à l'accrochage du cran de la base de chaque dens. On observe parfois une dent en plus ou en moins.

Quand la furca est régressée totalement, le rétinacle l'est aussi (*Acherontiella*, *Willemia*).

3) FURCA

La furca, située sur la face ventrale du quatrième segment, est peu développée comparée à celle des Entomobryens et des Symphypléones ; repliée vers l'avant, elle ne dépasse jamais le tube ventral. Elle est formée de trois pièces : le manubrium et une paire de dentes prolongées chacune par un mucron.

Source : MNHN, Paris

Le manubrium, de forme conique, porte quelques poils. La dens, cylindrique, présente à sa base, près de son articulation avec la pièce précédente, des crans très sclérotinisés qui s'accrochent aux dents du rétinacle quand la furca, en position de repos, est repliée sous le corps. Chez les genres à dens allongée le nombre de poils dentaux est en général de 7 (*Hypogastrura, Ceratophysella, Schoettella, Mesachorutes, Typhlogastrura*), ou de 3 à 4 (*Mesogastrura*). Chez les *Schaefferia* à dens courte le nombre de poils est de 3 ou 4. Le corps du mucron porte des lamelles droites ou courbes, internes ou externes ou les deux. Le mucron est lisse et glabre. Il est long avec une pointe légèrement arrondie chez les *Hypogastrura* et les *Schoettella ;* il est long et pointu chez les *Mesogastrura* et les *Mesachorutes ;* il présente une forme en « cuilleron » chez les *Ceratophysella* et les *Typhlogastrura ;* il est réduit à un petit crochet chez les *Schaefferia* à furca régressée et alors fusionné à la dens qui est articulée à un manubrium lui aussi régressé. Chez les genres *Acherontiella* et *Willemia* la furca est totalement régressée (Chez les *Xenylla*, nous trouvons presque toutes les étapes régressives).

4) ORIFICES GÉNITAUX

Ils sont situés sur un mamelon poilu, à la partie postérieure du 5e sternite abdominal. Chez le mâle l'orifice génital se présente sous la forme d'une fente longitudinale, chez la femelle d'une fente transversale. Il n'y a pas de caractère sexuel secondaire chez les *Hypogastruridae.*

5) VALVULES ET ÉPINES ANALES

Le sixième et dernier segment abdominal est constitué ventralement par trois valvules : deux anales et une supra-anale. L'anus s'ouvre entre ces valvules.

Ce segment porte dorsalement, en général, deux épines anales (3 dans le genre *Triacanthella*) insérées chacune sur une papille à granulations tégumentaires. Ces épines sont lisses ; elles apparaissent cependant torsadées sous les forts grossissements du microscope à balayage. Elles sont très longues ($\geq$ griffes) chez les genres *Ceratophysella, Typhlogastrura, Schaefferia* ou petites chez certains *Ceratophysella* (entre autres *C. bengtssoni, C. hispanica, C. cylindrica, C. acuminata* et *C. sigillata*), chez les *Hypogastrura*, les *Mesachorutes*, les *Xenylla* et chez *Schoettella ununguiculata ;* elles sont absentes chez les *Mesogastrura*, la plupart des *Acherontiella, Hypogastrura neglecta* et *Schoettella inermis.* Quand les épines sont absentes, on trouve à leur place un poil légèrement plus épais que les autres ; les papilles ont alors, elles aussi, disparu.

V. — CONCLUSIONS

D'après cette étude, nous constatons que la morphologie des adultes des *Hypogastruridae* est assez homogène dans son ensemble. Seules la structure de l'appareil visuel, la pigmentation, la furca et les épines anales présentent des variations importantes, variations se manifestant à l'échelon du genre avec quelques rares exceptions spécifiques.

Les espèces des genres hémiédaphiques bien pigmentés (*Hypogastrura, Ceratophysella* et *Schoettella*) ont le plus souvent 8 + 8 cornéules avec des ommatidies bien développées ; leur furca est allongée et leurs épines anales le sont ou non selon les genres et les espèces. Les animaux euédaphiques-cavernicoles plus ou moins dépigmentés (*Schaefferia* et *Typhlogastrura* à pigment diffus, *Mesogastrura* et *Mesachorutes* à aire oculaire seule pigmentée) présentent un nombre de cornéules réduit de 5 + 5 à 0 + 0 selon l'espèce (parfois même, les variations sont intraspécifiques : chez *T. balazuci* par exemple) ; à ces cornéules correspondent le plus fréquemment des ommatidies ou parfois des ocelles régressées (*T. balazuci*) ; furca et épines anales sont bien développées ou régressées selon les genres et les espèces. Quant aux *Acherontiella*, ils sont

Source : MNHN, Paris

totalement dépigmentés ; ils n'ont plus ni cornéules, ni ommatidies, ni centres optiques, ni furca ; les épines anales sont régressées chez la plupart.

Certains caractères sont identiques chez tous les *Hypogastruridae* : forme générale, granulation tégumentaire, organe antennaire III.

La plupart des autres, tout en étant homogénes dans leur ensemble, présentent de légères variations de détail ; ces variations sont *constantes* et forment une *discontinuité morphologique* : elles portent sur la présence ou l'absence d'ergots capités au tibiotarse, sur la forme de l'empodium, de la griffe, de l'organe postantennaire, du mucron, sur la longueur de l'épine anale. Ces caractéres tiennent à des causes phylogénétiques ; ils sont anciens (*paléogénétiques*).

D'autres caractéres (pigmentation et appareil oculaire, longueur de la furca ?) stables chez les genres hémiédaphiques en général et chez les *Acherontiella*, ne le sont plus chez les euédaphiques, les cavernicoles et les guanobies ; ils ne sont pas d'ailleurs, au sein de ces genres, au même stade évolutif chez toutes les espéces ; ils sont d'acquisition récente ou même actuelle (*néogénétiques*).

Ces caractères, pour la plupart, sont dirigés par l'évolution phylétique (*anagenèse*) sous contrôle de la sélection (facteur extrinsèque). Ce sont des caractéres adaptatifs (Jeannel, 1928 et 1942 ; Racovitza, 1929).

Par contre, l'évolution cladique (*cladogenèse* ou ramification généalogique) transmet ou modifie des caractères, adaptatifs ou non, sous l'action de mécanismes intrinséques. La chétotaxie doit être considérée, au moins par certains côtés : position, présence et différenciation des poils (normaux et soies sensorielles), comme un caractére non-adaptatif, sur lequel on peut donc s'appuyer pour démêler les principales lignées généalogiques.

Bonet (1930) a classé certaines espéces de cette famille en plusieurs *lignées phylétiques*, avec en haut les « espéces épigées à yeux et pigmentation normale », en bas « les espèces sans yeux ni pigment » et entre les deux les « intermédiaires ». Les espèces rangées sur une même ligne horizontale sont parvenues, à peu près, au même stade évolutif. Pour Bonet cette évolution, régressive, porte sur la pigmentation et l'appareil oculaire, caractères *néogénétiques ;* alors que les autres caractères (forme du corps et longs poils, tibiotarse et ongle, empodium, mucron, épines anales), *paléogénétiques*, permettent la filiation entre la forme « cavernicole » et la forme hémiédaphique d'origine.

Notre tableau (p.122) est composé sur le même plan. Nous avons dissocié la lignée des *Schaefferia* de celle des *Typhlogastrura* en nous fondant pour cela sur l'étude de la chétotaxie (entre autres celle de l'abdomen 1, 2, 3 et 4) et sur la régression de la furca chez la plupart des *Schaefferia*. Nous pensons que les *Mesachorutes* et les *Mesogastrura* sont proches et dérivent sans doute d'ancêtres semblables aux *Schoettella*, eux-mêmes dérivés d'un ancêtre proche de la forme actuelle *Hypogastrura manubriatis*.

Nous avons une premiére lignée dont l'ancêtre, hémiédaphique, serait proche de *Ceratophysella engadinensis*, espèce cosmopolite ; la forme hémiédaphique-troglophile intermédiaire, légèrement dépigmentée, serait proche des formes de *C. engadinensis* vivant dans les grottes, ainsi que de *C. bidentata*. Cette lignée aboutit aux espéces euédaphiques-troglophiles du genre *Schaefferia*. Ses représentants ont en commun de nombreux caractéres paléogénétiques comme le tibiotarse sans ergots capités, l'empodium à lamelle basale, l'épine anale longue et fine, la forme de la griffe. La furca est en outre régressée chez la plupart des *Schaefferia* (adaptation à la vie euédaphique ?). L'étude de la chétotaxie, en particulier celle du thorax II et III et celle de l'abdomen 4, confirme cette parenté.

Une deuxiéme lignée aurait une forme hémiédaphique proche de *Ceratophysella armata* ou de *C. tuberculata* comme ancétre. La forme intermédiaire hémiédaphique-troglophile serait proche de *C. cavicola*. Les formes troglobies sont les *Typhlogastrura*. Les caractères paléogénétiques communs à cette lignée sont le tibiotarse sans ergots capités, l'empodium avec lamelle basale, l'épine anale longue et fine, le mucron en forme de cuilleron, la forme de la griffe. L'étude de la chétotaxie confirme cette parenté. Ces deux premiéres lignées sont trés proches l'une de l'autre.

Une troisième lignée aurait pour ancêtre hémiédaphique une forme proche de *Schoettella inermis* qui aurait donné les *Mesogastrura*, formes guanobies avec, comme caractéres paléogénétiques communs : la forme du mucron, celle de l'organe postantennaire, l'empodium

Source : MNHN, Paris

réduit et sans lamelle, la forme de la griffe, la présence d'ergots capités et la régression complète de l'épine anale. La chétotaxie confirme cette parenté (Thorax I avec seulement 2 + 2 poils ; abdomen 1, 2 et 3 avec une rangée médiane).

QUATRE LIGNÉES PHYLÉTIQUES D'HYPOGASTRURIDAE

Hémiédaphiques : (8 + 8 cornéules ; bien pigmentés)	Proche de *Ceratophysella engadinensis*	Proche de *Ceratophysella armata* (ou de *C. tuberculata*)	Proche de *Schoettella inermis*	Proche de *Schoettella ununguiculata*
Hémiédaphiques-troglophiles : (en général 8 + 8 cornéules ; légèrement dépigmentés)	Proche de *C. engadinensis* (8+8) et de *C. bidentata* (5+5)	Proche de *C. cavicola* (8+8 à 3+3)		
Euédaphiques-troglophiles : *(Schoefferia)*, troglobies : *(Typhlogastrura)*, ou guanobies : *(Mesogastrura & Mesachorutes)* : (5+5 à 0+0 cornéules ; très dépigmentés)	*Schaefferia decemoculata* (5+5)		*Mesogastrura libyca* (5+5)	
	S. willemi (4+4)		*M. boneti* (4+4)	
	S. sexoculata (3+3)	*T. breuili* (3+3 & 2+3)		
	S. emucronata (3+3)			
	S. lindbergi (3+3)			
	S. pouadensis (3+4 à 2+1)	*T. subterranea* (3+4 à 0+0)		
	S. quadrioculata (2+2)	*T. balazuci* (3+3 à 0+0)	*M. ojcoviensis* (2+2)	*Mesachorutes cionii* (2+2)
	S. ariegica (2+2)			*M. martleri* (2+2)
				M. quadriocellatus (2+2)
	S. coeca (0+0)	*T. atlantea* (0+0)	*M. coeca* (0+0)	
		T. mendizabali (0+0)	*M. spelea* (0+0)	

Une quatrième lignée, avec pour ancêtre hémiédaphique une forme proche de *Schoettella ununguiculata*, aboutit aux *Mesachorutes* guanobies. Ils ont pour caractères paléogénétiques communs : l'empodium régressé et sans lamelle ou même parfois totalement disparu, la forme de la griffe, la présence d'ergots capités et la réduction de l'épine anale. La chétotaxie enfin confirme ce lien. Ces deux dernières lignées sont d'ailleurs proches l'une de l'autre : en effet, les deux espèces de *Schoettella* qui en forment la base dérivent elles-mêmes d'un ancêtre commun proche, sans doute, de *Hypogastrura manubrialis* (forme du mucron et de la griffe, empodium sans lamelle basale, ergot capité au tibiotarse, petites épines anales et chétotaxie proche).

Une cinquième lignée aboutissant aux *Acherontiella* guanobies se serait séparée beaucoup plus anciennement d'un ancêtre hémiédaphique proche de certains *Xenylla* actuels. Leurs caractères paléogénétiques communs sont : l'absence d'organe postantennaire, la présence d'ergots capités tibiotarsaux, la réduction ou l'absence d'empodium et d'épine anale. L'étude de la chétotaxie de ces deux genres (Yosii, 1961 ; Thibaud, 1963 et 1967) confirme encore cette parenté.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

DONNÉES BIOLOGIQUES

L'étude biologique des *Hypogastruridae* a été entreprise d'une façon assez « parcellaire » par de nombreux auteurs, le plus souvent sans précision des conditions expérimentales. Les principaux travaux sont ceux de STREBEL (1929 et 1932) sur *Hypogastrura purpurescens* et (1965) sur *H. boldorii*, de RIPPER (1930) sur *H. manubrialis*, de BRITT (1951) sur *C. armata* et de HALE (1965) sur, entre autres, *C. denticulata*.

L'ovogenèse des Collemboles, étudiée par WILLEM (1900), LÉCAILLON (1901 et 1913) et de WINTER (1912), donna lieu à des controverses entre ces deux derniers auteurs. Nous en avons repris l'étude sur les *Hypogastruridae* (THIBAUD, 1969), ainsi que PALÉVODY sur un *Isotomidae* parthénogénétique : *Folsomia candida* (1969). La spermatogenèse est connue grâce aux travaux de WILLEM (1901), LÉCAILLON (1902), SCHLIWA (1965) et KRZYSZTOFOWICZ (1967).

I. — CYCLE VITAL, LONGÉVITÉ ET RYTHME D'ACTIVITÉ

Ils ont été déterminés par élevage (à la température et l'humidité moyennes des biotopes respectifs de chaque espèce), sur individus isolés depuis l'œuf et sur individus en groupe, en les conservant jusqu'à la mort, les nouveaux œufs étant éliminés.

	Cycle vital	Longévité	Maturité sexuelle
Ceratophysella bengtssoni, C. denticulata, C. armata, C. engadinensis	2 à 2,5 mois	6 à 12 mois (en moy. 8 mois)	1,5 à 2 mois
Hypogastrura purpurescens, H. tullbergi	2,5 à 3 mois	6 à 12 mois (en moy. 8 mois)	2 à 2,5 mois
Mesogastrura ojcoviensis	3,5 mois	8 à 16 mois (moy. 12 mois)	2,5 mois
Schaefferia coeca, S. pouadensis, S. willemi	3,5 à 4 mois	8 à 15 mois (moy. 12 mois)	3 à 3,5 mois
Mesachorutes quadriocellatus	3,5 à 4 mois	8 à 16 mois (moy. 12 mois)	3 à 3,5 mois
Acherontiella variabilis	4,5 à 5 mois	8 à 16 mois (moy. 12 mois)	3,5 mois
Typhlogastrura balazuci	4,5 à 5 mois	8 à 18 mois (moy. 14 mois)	3 à 3,5 mois

Source : MNHN, Paris

On constate que le cycle vital (de l'œuf à l'œuf) dure de 2 à 5 mois et la longévité de 6 à 18 mois selon les espèces, que ce cyle vital, la longévité et l'atteinte de la maturité sexuelle sont de plus en plus longs au fur et à mesure que l'on passe des espèces hémiédapbiques aux espèces « cavernicoles ».

Des expériences en laboratoire sur l'activité motrice par la méthode de petits pièges-trappes (Joosse, 1966) ont montré l'absence de rythme nycthéméral : des périodes de repos alternent avec des périodes d'activité plus brèves, à des heures indéterminées. Nous n'avons pas trouvé de différences significatives sur l'activité de nos espèces hémi- et euédaphiques-cavernicoles.

De même, nous n'avons pas trouvé de *rythme saisonnier* chez ces animaux en élevage, la ponte se déroulant toute l'année, sans cycle particulier.

Toutes ces espèces vivent le plus souvent dans des fissures, des fentes, de petits trous ou encore entre les cailloux et les graviers : ce sont des animaux à *thigmotropisme positif.*

II. — ÉTUDE DE LA REPRODUCTION

Comme tous les Collemboles, les *Hypogastruridae* sont des animaux à sexes séparés. Nous n'avons observé aucun cas de parthénogenèse. Il n'y a pas de caractère sexuel secondaire. Les femelles sont légèrement plus grosses que les mâles, surtout lorsque leur abdomen est distendu par les œufs. La maturité sexuelle s'établit de 1,5 à 3,5 mois après la naissance selon les espèces.

1) CHRONOLOGIE DU FONCTIONNEMENT TESTICULAIRE

Les ébauches testiculaires, puis l'appareil génital mâle de l'adulte sont situés *ventralement* sous le tube digestif. Les testicules sont représentés chez l'adulte par deux tubes symétriques, boursouflés, s'étendant vers l'avant jusqu'au mésothorax et vers l'arrière jusqu'au 4e segment abdominal. Deux canaux déférents en partent et aboutissent à une vésicule éjaculatrice renflée s'ouvrant ventralement sous le cinquième segment abdominal.

a) Chez *Typhlogastrura balazuci* à l'éclosion, les gonades sont réduites (L = 35 μ ; $\varnothing$ = 10 μ), s'étendant du quatrième au troisième segment abdominal ; puis, au fur et à mesure du développement, elles s'allongent surtout vers l'avant. Les 2 canaux déférents sont aussi présents à l'éclosion et se réunissent en un canal éjaculateur impair et médian. Depuis l'éclosion et jusqu'au début du cinquième stade (2 mois après), chaque gonade est formée de spermatogonies, petites cellules ($\varnothing$ = 3 μ) à gros noyau, provenant de la multiplication des cellules germinales primordiales. Puis, d'une façon synchrone, les spermatocytes primaires, issus des précédents, commencent leur croissance ($\varnothing$ = 4 à 5 μ environ), se divisent en spermatocytes de deuxième ordre puis donnent des spermatides ($\varnothing$ = 1 à 2 μ environ) à noyau bien visible et enfin des spermatozoïdes. Ceux-ci, le flagelle enroulé autour du noyau, sont englobés dans une gelée et sont évacués à l'extérieur à partir du sixième stade (3 mois après l'éclosion) par l'intermédiaire d'un spermatophore élaboré dans le canal éjaculateur.

Un peu avant chaque dépôt de spermatophores, les spermatogonies du *germarium* se multiplient et se développent. Il se passe au moins un intermue (un mois au minimum) entre deux dépôts de spermatophores. Le germarium est localisé au niveau de l'ébauche testiculaire. La paroi du testicule s'épaissit vers la fin du développement et envoie de fins prolongements internes qui dégénèrent rapidement.

b) Chez *Ceratophysella bengtssoni* et *C. engadinensis* nous observons les mêmes phénomènes, seules les durées sont plus courtes ; en effet, les spermatogonies se multiplient du premier au début du quatrième stade (un mois environ) et les spermatophores sont déposés à partir du cinquième stade (1,5 mois après l'éclosion). La tête du spermatophore a un diamètre de 20 à 30 μ et la hauteur du pédoncule est de 20 μ environ. Ce sont les deux seules espèces chez qui nous avons pu observer des spermatophores. Dans cette famille, le pédoncule est certainement réduit.

Source : MNHN, Paris

MAYER (1957) signale des gouttelettes spermatiques, sans pédoncule, chez les espèces euédaphiques *Onychiurus armatus* et *Tullbergia quadrispina* (*Onychiuridae*). L'existence d'un spermatophore est un caractère primitif (WIGGLESWORTH, 1965) ; cette reproduction indirecte ou sans copulation (externe-interne de GHILAROV) existe chez de nombreux Arthropodes du sol (Acariens Oribates, Myriapodes, Campodés...).

La transmission du sperme dans les voies génitales de la femelle se ferait par frottement de son abdomen sur le substrat où sont déposés soit des spermatophores soit des gouttelettes spermatiques.

2) CHRONOLOGIE DU FONCTIONNEMENT OVARIEN

Chez la femelle adulte existent deux ovaires *ventraux*, boursouflés, constitués chacun d'une simple vésicule fusiforme s'étendant jusqu'au prothorax. Ils se réunissent dans la région du quatrième segment abdominal sur la ligne médiane en un court canal qui débouche à l'orifice génital femelle s'ouvrant, ventralement sous le cinquième segment abdominal, au 4e ou 5e stade selon les espèces. Nous avons employé la terminologie de RAVEN (1961).

a) Chez *Typhlogastrura balazuci* au premier stade (Fig. 9, A), les ovaires ont la même position ventrale ; ils sont petits (longueur : 35 µ ; ∅ : 10 µ) et situés dans les 4e et 3e segments abdominaux. Ils sont formés d'ovogonies (une quarantaine par ovaire à la naissance) qui, provenant de la multiplication des cellules germinales primordiales, se multiplient elles aussi et donnent d'autres ovogonies pendant les quatre premiers stades (durant les deux premiers mois après l'éclosion) ; les ovogonies sont de petites cellules (∅ : 3 à 4 µ environ), à gros noyau sphérique renfermant de la chromatine diffuse. Elles sont contenues dans la chambre gonidiale à paroi mince, unicellulaire. En conséquence de leur multiplication, l'ovaire augmente de volume

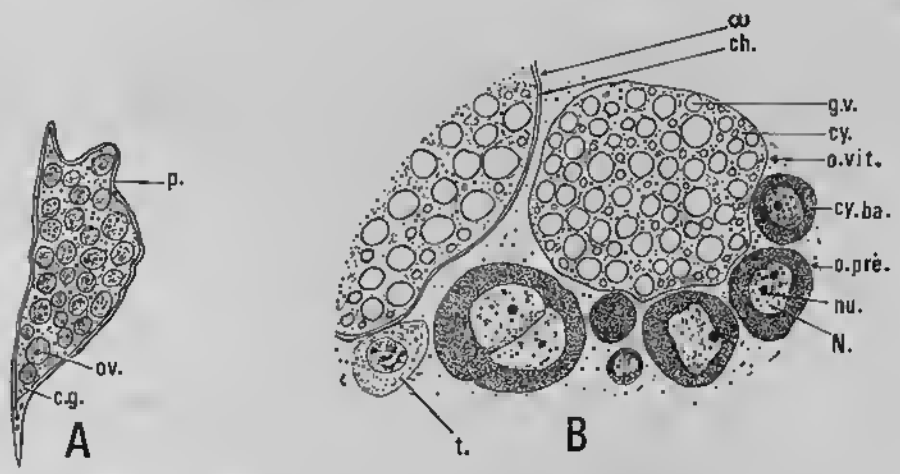


FIG. 9. — Ovogenèse chez *Typhlogastrura balazuci*. A) Coupe longitudinale de l'ovaire d'un 1er stade (× 625) ; B) Coupe de l'ovaire d'une femelle adulte (× 250).
c.g : chambre gonidiale ; ch : chorion ; cy : cytoplasme basophile ; g.v : grains de vitellus ; N : noyau ; nu : nucléole ; o.pré : ovocyte en prévitellogenèse ; o.vit : ovocyte en vitellogenèse ; ov : ovogonie ; p : paroi de l'ovaire ; t : trophocyte ; ω : œuf.

en s'accroissant surtout vers l'avant et aussi en épaisseur comme l'avait vu LÉCAILLON (1901) : au 2e stade, Longueur ovaire : 50 µ, ∅ : 10 à 20 µ, avec 80 à 320 ovogonies, en général 160 ; au 3e stade, L : 150 µ, ∅ : 20 à 50 µ, avec environ 640 ovogonies ; au 4e stade, L : 200 µ, ∅ : 60 µ, ce qui fait environ 1 200 ovogonies par ovaire à la fin du quatriéme stade après 5 (?) divisions. La paroi de l'ovaire est toujours mince ; nous n'avons pas constaté l'existence d'un réseau intraovarien. Ensuite, les ovogonies de dernière génération commencent leur croissance

Source : MNHN, Paris

et deviennent alors des ovocytes ; à la fin du quatrième ou au début du cinquième stade, leur noyau subit des transformations affectant la chromatine : on les appelle les *phénomènes préméiotiques*. Puis, pendant au moins 15 jours durant le cinquième stade, une partie (120 par ovaire, soit 10% environ) des ovocytes entrent dans la *phase de prévitellogenèse*, phase d'accroissement lente. Le cytoplasme est alors dense, uniforme, basophile ; le noyau (ou vésicule germinative) à chromatine peu visible, possède un gros nucléole (Fig. 9, B). Au 5e stade nous avons : L. ovaire : 400 à 500 µ, ∅ : 80 à 200 µ. Une autre partie, formée d'ovocytes (20% environ) légèrement plus clairs, avec parfois de petites expansions, se différencie (trophocytes ?) ; (80% d'après Palévody, chez l'espèce parthénogénétique *Folsomia candida*). Les autres ovocytes (70% environ) se résorbent ensuite ; ils doivent se liquéfier et servir d'éléments nutritifs. Une phase rapide d'accroissement se déroule chez un petit nombre d'ovocytes en prévitellogenèse (10 par ovaire environ, soit 10%) phase durant laquelle l'élaboration du vitellus commence : c'est la *phase de vitellogenèse*. Elle commence, soit à la fin du 5e stade, soit au début du 6e. Les autres ovocytes et les trophocytes se résorbent et doivent aussi donner des substances nourricières. La ponte a lieu, soit vers le milieu du 6e stade, soit au 7e (respectivement 3 mois et 3,5 mois après la naissance) ; elle se déroule entre le 4e et le 14e jour (en général le 10e) de l'intermue. Après la ponte, la génération suivante est en prévitellogenèse, la vitellogenèse débutant une quinzaine de jours ensuite. Il se déroule au moins un intermue, deux le plus souvent ou parfois même trois (2 à 2,5 mois) entre la première et la deuxième ponte. Il subsiste toujours dans l'ovaire, une portion formée d'ovogonies (le *germarium*) située à l'emplacement de la gonade primitive (L : 40 à 80 µ, ∅ : 20 µ). Enfin, chez 25% des femelles environ, certains ovocytes sont résorbés au cours de la vitellogenèse : ils présentent alors l'aspect d'un lâche réseau cytoplasmique enserrant les vacuoles vides ou encore remplies de globules de vitellus. Les noyaux sont pycnosés. Ce phénomène de résorption a été signalé dans plusieurs ordres d'Insectes (Orthoptères, Coléoptères, Diptères, Hémiptères, Hyménoptères) et par Bitsch (1968) chez *Machilis* (Tbysanoures).

Les phénomènes sont identiques chez les *Schaefferia ;* seules les durées sont très légèrement plus courtes.

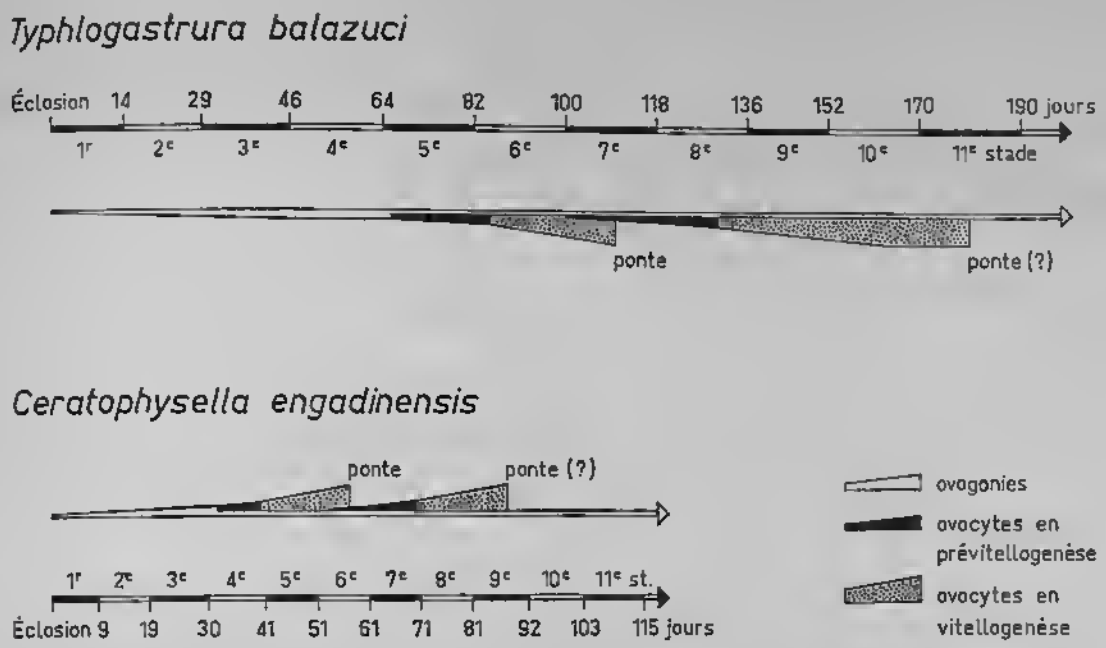
b) Chez *Ceratophysella engadinensis* et *C. bengtssoni*, les phénomènes sont aussi les mêmes; seules les durées sont plus courtes. Nous avons environ 35 ovogonies (3 à 4 µ de ∅) par ovaire chez le premier stade, 70 à 140 chez le deuxième, 280 chez le troisième. Il est à remarquer que possédant pratiquement le même stock d'ovogonies à la naissance, les *Ceratophysella* en possèdent beaucoup moins que les *T. balazuci* à leur maturité génitale (280 environ pour les premiers à la fin du 3e stade contre 1 200 environ pour les seconds à la fin du 4e) ; cela s'explique par le fait que cette phase de multiplication est 2 fois plus longue chez *T. balazuci*. Chez les *Ceratophysella* c'est au début du 4e stade (un mois après la naissance) que commence la phase de *prévitellogenèse* chez 40% environ des ovocytes (110 par ovaire environ), suivie 8 à 10 jours après par celle de *vitellogenèse*, qui se poursuit au 5e stade, chez 30% environ des ovocytes en prévitellogenèse. La première ponte a lieu à ce stade ou au suivant, c'est-à-dire un mois et demi à deux mois après l'éclosion, soit un mois et demi plus tôt que chez *T. balazuci*. Les pontes se succèdent tous les deux intermues en moyenne (18 à 32 jours). Elles ont lieu entre le 2e et le 9e jour de l'intermue, en général vers le 7e. Chez 10% des femelles environ, nous trouvons des ovocytes en résorption.

La durée de la première ovogenèse est donc deux fois plus longue chez les « cavernicoles » (*T. balazuci* et *S. coeca*) que chez les hémiédaphiques (*C. engadinensis* et *C. bengtssoni*), cela par l'augmentation de la durée des phases de prévitellogenèse et de vitellogenèse et aussi par le fait que la phase d'accroissement de l'ovaire par multiplication des ovogonies pendant le développement postembryonnaire dure deux mois chez les premiers et un mois seulement chez les seconds (graphique 3). L'intervalle de temps entre deux pontes est beaucoup plus long chez les espèces « cavernicoles » (en général 2 mois) que chez les espèces hémiédaphiques (18 à 32 jours).

Le stock d'ovogonies est à peu près le même à la naissance chez les « cavernicoles » et les hémiédaphiques, mais il est beaucoup plus petit chez ces derniers à la maturité génitale (4 fois moins environ). Chez les hémiédaphiques, un plus grand nombre d'ovocytes subissent la phase de prévitellogenèse (40% contre 10% environ, ce qui donne à peu près le même nombre : 100

Source : MNHN, Paris

à 120) et sur ceux-ci un plus grand nombre (30% contre 10% environ) subissent la phase de vitellogenèse. Aussi à la ponte, comme nous le verrons plus loin, les hémiédaphiques déposent un plus grand nombre d'œufs (30 à 80) que les « cavernicoles » (8 à 18) mais les œufs de ces derniers sont 4 fois plus volumineux. Chez les « cavernicoles » un plus grand nombre d'ovocytes et de trophocytes se lysent et servent d'éléments nutritifs au petit nombre d'ovocytes qui, après la phase de vitellogenèse et la fécondation, donneront des œufs.



GRAPHIQUE 3. — Comparaison de la chronologie du fonctionnement de l'ovaire chez *Typhlogastrura balazuci* et *Ceratophysella engadinensis*.

3) PONTE, ŒUF ET FÉCONDITÉ

a) Ponte

Le processus est le même pour toutes nos espèces : la femelle s'immobilise, les antennes tendues, les pattes bien accrochées au sol, l'extrémité de l'abdomen relevé ; elle pond ses œufs en petit tas si elle n'est pas dérangée. Les gros tas d'œufs sont souvent l'œuvre de plusieurs femelles. Chaque œuf sort entièrement de l'orifice génital mais y reste adhérent, la femelle ramène alors son abdomen vers le substrat ou vers le tas d'œufs et l'y dépose. La ponte d'un œuf durant de 2 à 3 minutes, un tas moyen de 30 œufs est pondu en une heure à une heure et demie.

Les œufs sont déposés de préférence dans des fentes, des petites cavités ou près de la paroi des flacons d'élevage.

b) Œuf et Fécondité

Dans nos élevages à température constante ($\simeq$ 10 °C) et à humidité saturée, nous avons obtenu des œufs toute l'année, sans variation saisonnière significative.

A la ponte, les œufs sont sphériques, blanc-crème, opaques et brillants. Le chorion est en général lisse, sauf celui des œufs de *M. ojcoviensis* qui est orné de petites épines. L'œuf est humide et collant.

Source : MNHN, Paris

Le nombre d'œufs pondu par femelle peut s'estimer, soit en comptant les œufs trouvés pendant un certain temps, au moins 6 mois, en élevage en connaissant le nombre d'individus et le sex-ratio (en moyenne 55% de femelles chez ces espèces), soit sur coupes histologiques de femelles gravides, soit sur dissection de femelles gravides, soit en isolant au hasard des 5e ou 6e stades.

Nous résumons nos données dans le tableau suivant :

	T. balazuci	*S. coeca*	*M. ojcoviensis*	*M. quadriocellatus*	*C. denticulata*	*H. purpurescens*	*A. variabilis*
N° ω par ponte moyenne	8 à 18 13	10 à 20 15	12 à 26 18	10 à 30 18	30 à 80 50	26 à 50 38	10 à 20 16
N° pontes dans la vie d'une ♀	3,4 ou 5	3,4 ou 5	3,4 ou 5	3,4 ou 5	4,5 ou 6	4,5 ou 6	2,3 ou 4
N° ω pondus dans la vie d'une ♀ moyenne	26 à 60 40	30 à 70 50	30 à 90 60	40 à 100 70	130 à 280 200	100 à 200 140	30 à 80 50
N° ω par tas	1 à 26	1 à 20	5 à 40	6 à 30	8 à 140	10 à 120	1 à 20
N° moyen ω par tas	8	12	10	12	46	35	12
⌀ ω à la ponte	260 µ	200 µ	180 µ	190 µ	140 µ	160 µ	150 µ
⌀ ω avant éclosion	360 µ	260 µ	230 µ	240 µ	200 µ	220 µ	200 µ

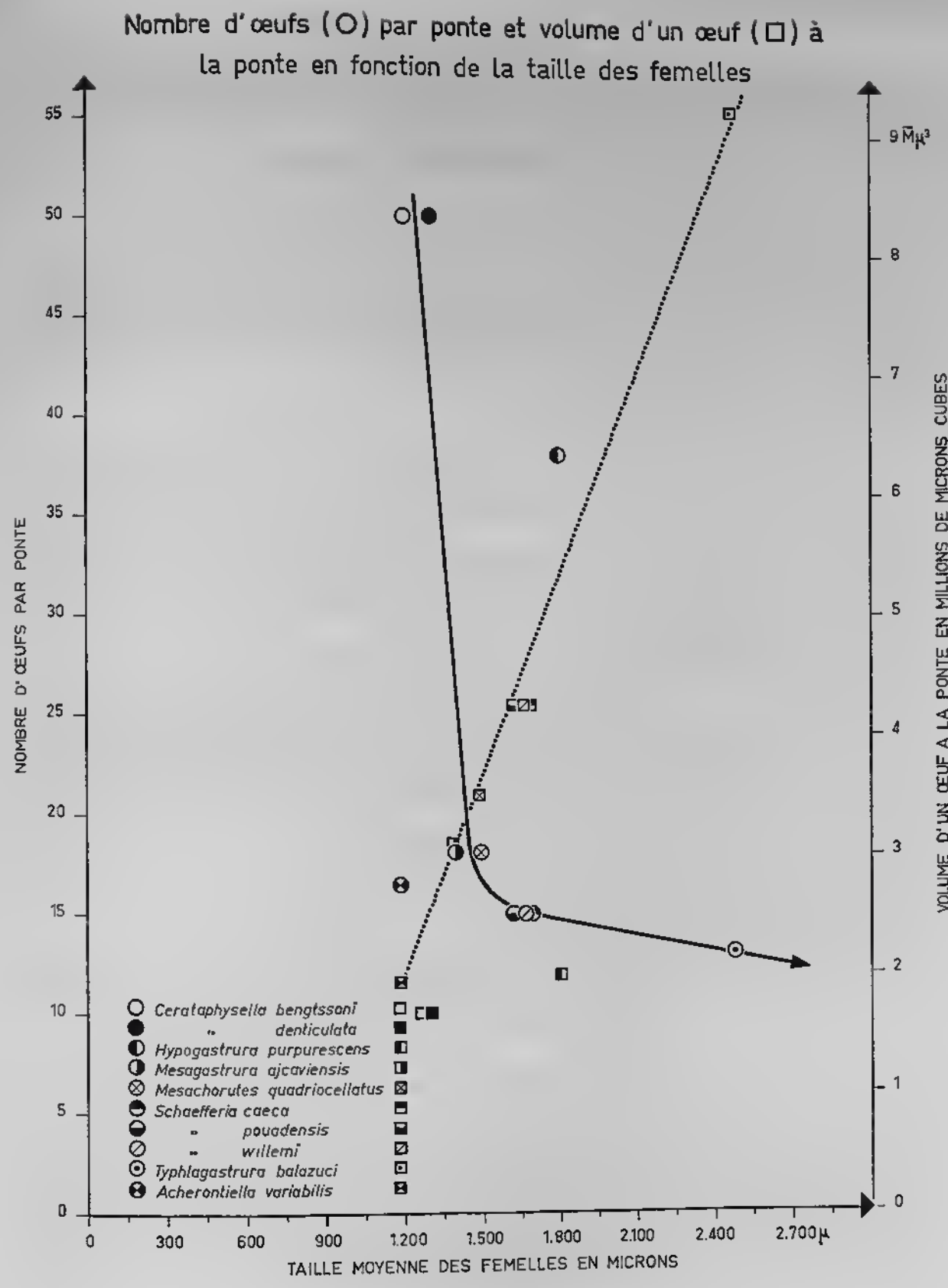
Les espèces de *S. willemi*, *S. pouadensis* et *S. quadriocellata* ont la même fécondité et des œufs de même taille que *S. coeca ;* de même *C. engadinensis*, *C. armata* et *C. bengtssoni* ont les mêmes que *C. denticulata*.

Ripper (1930) indique pour *H. manubrialis* 3 pontes de 30 œufs par femelle à 22 °C, Strebel (1932) donne pour *H. purpurescens* aussi 3 pontes de 30 œufs, Britt (1951) indique pour *C. armata* 3 pontes de 28 œufs à 24 °C et Hale (1965) donne pour *C. denticulata* 3 pontes de 30 œufs à 8 °C.

Nous avons construit une courbe illustrant ces résultats (graphique 4) en portant en abscisses la *taille moyenne* des femelles et en ordonnées le *nombre d'œufs* par ponte et le volume d'un œuf à la ponte. Nous constatons l'existence d'une proportion inverse entre la taille de l'espèce et le nombre d'œufs pondus : plus l'espèce est grande, moins le nombre d'œufs est élevé; mais cela n'est pas toujours exact : en effet, *H. purpurescens*, espèce d'assez grande taille, pond de nombreux œufs. Ce qui est mieux vérifié, c'est le rapport entre le nombre d'œufs pondus et le mode de vie des espèces. Nous pouvons ainsi séparer celles-ci en 3 groupes : celui des espèces « cavernicoles » avec les *Typhlogastrura* et les *Schaefferia* à nombre d'œufs faible ; celui des espèces hémiédaphiques, *Ceratophysella* et *Hypogastrura*, à nombre d'œufs élevé et un groupe intermédiaire, bien qu'assez proche des « cavernicoles », celui des guanobies, *Mesogastrura*, *Mesachorutes* et *Acherontiella*, à nombre d'œufs assez faible.

Lorsque l'on étudie le *volume des œufs* on constate qu'il est en relation avec la taille de l'espèce : plus l'espèce est grande, plus l'œuf est volumineux (sauf encore pour *H. purpurescens*). De plus, à une réduction du nombre d'œufs pondus correspond une augmentation de leur volume : les espèces « cavernicoles », à nombre d'œufs réduit, ont des œufs plus gros que ceux des espèces hémiédaphiques. Ainsi chez *T. balazuci* il y a 13 œufs en moyenne par ponte alors que chez *C. denticulata* il y en a une cinquantaine, mais les œufs de la première espèce sont quatre fois plus volumineux.

Source : MNHN, Paris



GRAPHIQUE 4.

Source : MNHN, Paris

Les *Hypogastruridae* « cavernicoles » pondent un nombre restreint d'œufs de gros volume ; ils suivent la loi générale de la réduction du nombre d'œufs chez les espèces souterraines.

III. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

1) DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

C'est la durée comprise depuis la ponte jusqu'à l'éclosion. Nous avons placé les œufs dans de petits flacons fermés, à fond tapissé d'un mélange humide d'argile et de plâtre, en atmosphère saturée. Les œufs de *S. coeca, S. willemi, S. decemoculata* et *M. quadriocellatus* furent placés à 9 °C ; ceux de *H. purpurescens, C. bengtssoni, C. armata, C. engadinensis, C. denticulata, M. ojcoviensis, A. variabilis* et *T. balazuci* à 10,5 °C et ceux de *S. pouadensis* et *S. quadrioculata* à 12 °C.

Sur 20 œufs de *Typhlogastrura balazuci*, 19 sont éclos (soit 95%) et cela 42 à 46 jours après leur ponte (durée moyenne à 10,5 °C : 44 jours).

Sur 250 œufs de *Schaefferia coeca*, 230 sont éclos (92%). Sur ceux-ci, 3% au bout de : 25 jours, 14% : 26 jours, 13% : 27 jours, 20% : 28 jours, 20% : 29 jours, 15% : 30 jours, 6% : 31 jours et 9% : 32 jours. Soit 82% des œufs éclos entre 26 et 30 jours (durée moyenne à 9 °C : 28 jours). Pour une même ponte, les éclosions s'étalent sur une durée de un à cinq jours (en moyenne sur trois jours).

Sur 260 œufs de *S. willemi*, 239 sont éclos (92%) 28 à 38 jours après leur ponte (durée moyenne à 9 °C : 31 jours). Nous trouvons les mêmes pourcentages d'éclosion pour *S. decemoculata* (durée moyenne à 9 °C : 30 jours), pour *S. pouadensis* (durée moyenne à 12 °C : 25 jours) et pour *S. quadrioculata* (durée moyenne à 12 °C : 25 jours).

Sur 1 120 œufs de *Ceratophysella bengtssoni*, 986 sont éclos (88%). Sur ceux-ci, 1% au bout de : 19 jours, 5% : 20 jours, 13% : 21 jours, 20% : 22 jours, 25% : 23 jours, 20% : 24 jours, 11% : 25 jours, 4% : 26 jours et 1% : 27 jours. Soit 89% des œufs éclos entre 21 et 25 jours (durée moyenne à 10,5 °C : 23 jours). Pour une même ponte, les éclosions s'étalent sur deux à cinq jours (en moyenne sur trois jours). A 10,5 °C, pour *C. armata* (90% d'éclosion) la durée moyenne est aussi de 23 jours ; pour *C. engadinensis* elle est de 22 jours pour la population de la grotte de Moulis et de 23 jours pour celle de la grotte de la carrière de Riverenert ; pour *C. denticulata* elle est de 24 jours.

Chez *Hypogastrura purpurescens* à 10,5 °C, la durée moyenne est de 26 jours (90% d'éclosion).

Sur 62 œufs de *Mesachorutes quadriocellatus*, 56 sont éclos (90%) 30 à 38 jours après leur ponte (durée moyenne à 9 °C : 34 jours).

Sur 480 œufs de *Mesogastrura ojcoviensis*, 403 sont éclos (84%) 20 à 29 jours après leur ponte (durée moyenne à 10,5 °C : 25 jours).

Pour *Acherontiella variabilis* à 10,5 °C, la durée moyenne est de 32 jours (90% d'éclosion).

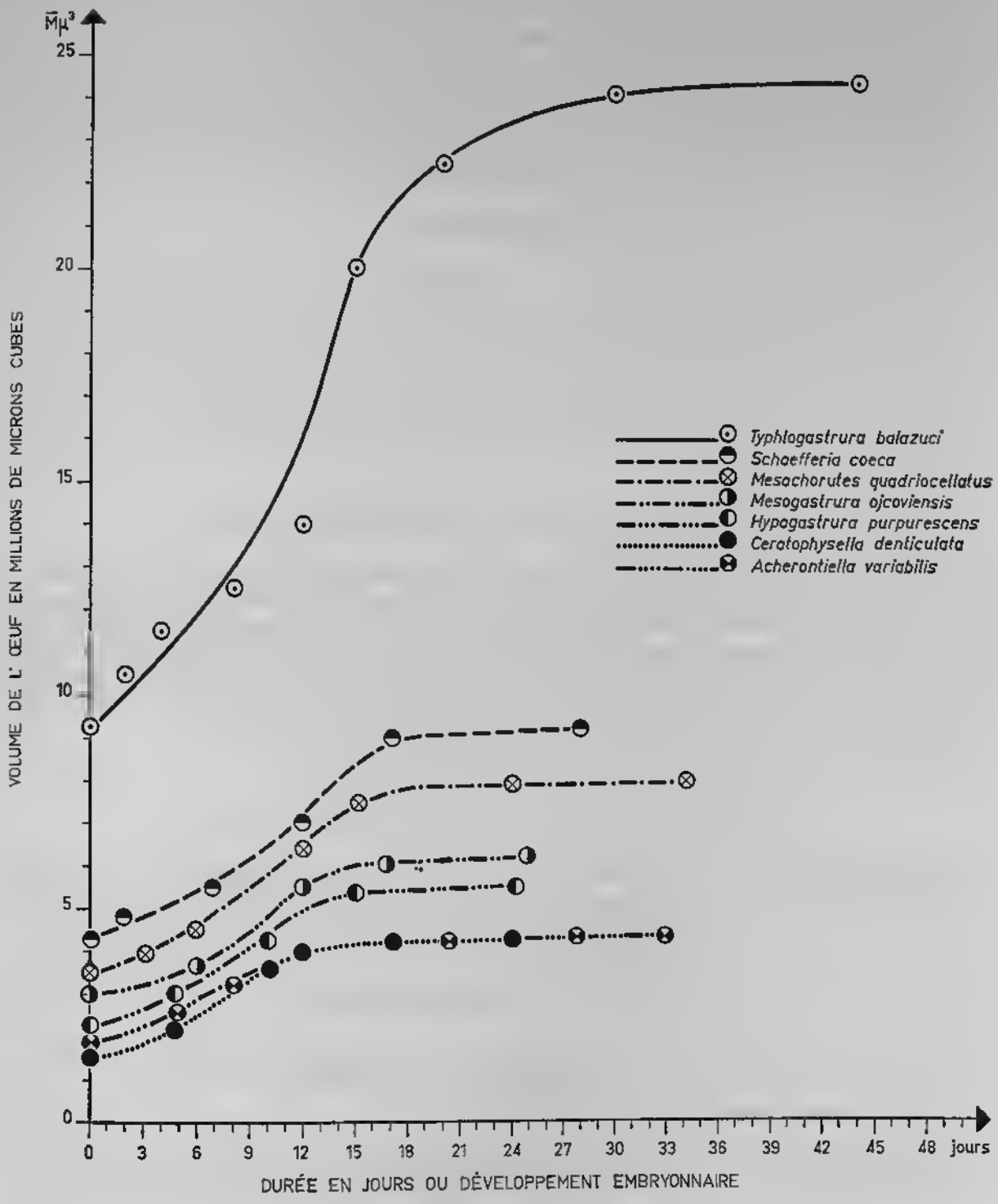
T. balazuci présente un développement embryonnaire beaucoup plus long que les autres espèces.

2) EVOLUTION DES ŒUFS

Dans le graphique 5, nous avons porté en abscisses la durée du développement embryonnaire et en ordonnées le volume des œufs. Pour cela nous avons mesuré, tous les trois ou quatre jours, le diamètre d'une dizaine d'œufs d'une même ponte. Les œufs ne sont pas tout à fait sphériques et nous avons pris comme diamètre la moyenne de la longueur du grand axe et du petit axe. Nous constatons que la croissance de l'œuf est rapide au début de son développement puis se ralentit vers le milieu et qu'il ne croît pratiquement plus aux deux-tiers de son développement. L'augmentation de volume est certainement due, en grande partie, à une absorption d'eau par l'œuf comme cela se produit chez de nombreux Insectes (Wigglesworth, 1965). *T. balazuci*

Source : MNHN, Paris

Croissance en volume des œufs, de la ponte à l'éclosion, en fonction de la durée du développement embryonnaire



Graphique 5.

Source : MNHN, Paris

a les œufs les plus volumineux tout le long du développement, puis nous avons *S. coeca*, ensuite *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis* et enfin *H. purpurescens*, *A. variabilis* et les *Ceratophysella* avec les œufs les plus petits.

Au début le chorion se déchire en deux calottes qui restent attachées aux deux pôles de l'œuf. Entre le 12e et le 15e jour, on aperçoit à travers la membrane vitelline les ébauches des pattes. Chez les espèces bien pigmentées, comme *C. bengtssoni*, vers le 16e jour, on distingue les 2 taches oculaires brun-rouge.

Chez *S. coeca* nous avons observé deux couples d'œufs jumeaux soudés l'un à l'autre; une fois ils étaient de même taille, une autre fois l'un d'eux était très petit. Mais dans chacun des cas l'un des œufs s'est flétri et un seul est éclos. Chez cette même espèce et aussi chez *S. pouadensis*, les œufs sont souvent mangés par les adultes, même dans des élevages bien nourris.

3) ECLOSION

Pour une même ponte, les éclosions n'ont pas toujours lieu en même temps ; elles s'étendent sur un à six jours, en moyenne sur trois jours. L'œuf se fend sur une demi-circonférence et l'abdomen apparaît. Des contractions se produisent redressant le corps ; la tête sort puis le reste du corps ; parfois aussi, c'est l'abdomen qui sort le premier. L'éclosion dure en général une quinzaine de minutes. Le premier stade apparaît entièrement blanc, sans pigmentation, sauf pour les espèces bien pigmentées à l'état adulte, chez lesquelles les deux plages oculaires sont colorées en brun-rouge. L'animal reste quelque temps immobile, puis commence sa vie active et errante en recherchant sa nourriture.

IV. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Il s'étend depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à la maturité sexuelle, c'est-à-dire la première ponte pour les femelles ou le premier dépôt de spermatophores (ou de gouttelettes spermatiques) pour les mâles. Ces pontes ou ces dépôts se situent au 6e ou 7e stade pour les *Typhlogastrura*, *Schaefferia*, *Mesachorutes*, *Mesogastrura* et *Acherontiella* et au 5e ou 6e stade pour les *Ceratophysella* et les *Hypogastrura*. Le développement postembryonnaire peut donc être considéré comme achevé à la 5e mue pour les premiers et à la 4e pour les seconds, bien que les Collemboles, comme nous le verrons plus loin, continuent à grandir légèrement pendant 2 ou 3 mues et à muer leur vie durant.

1) DURÉE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Les conditions expérimentales sont identiques à celles utilisées pour l'étude de la durée du développement embryonnaire. Nous envisagerons d'abord la durée du 1er stade (de l'éclosion à la 1re mue), puis celle des 3 ou 4 stades suivants.

a) Etude de la durée du premier stade

Sur 18 jeunes *Typhlogastrura balazuci*, tous muèrent entre le 12e et le 16e jour après leur éclosion (durée moyenne du 1er stade à 10,5 °C : 14 jours). Pour les individus nés d'une même ponte, la 1re mue s'étale sur 1 à 3 jours (moyenne : 2 jours).

Sur 200 jeunes *Schaefferia coeca*, 4 sont morts avant de muer. Sur les 196 (soit 98%) restants, 3% muèrent 9 jours après leur éclosion, 6% le 10e jour, 8% le 11e, 15% le 12e, 30% le 13e, 24% le 14e, 12% le 15e et 2% le 16e jour. Soit 69% entre le 12e et le 14e jour (durée moyenne à 9 °C : 13 jours). Pour une même « portée », la 1re mue s'étale sur 1 à 3 jours (moyenne : 2 jours).

Sur 200 jeunes *S. willemi*, 4 moururent avant de muer. Les 196 (98%) restants muèrent

Source : MNHN, Paris

entre le 12e et le 16e jour après leur éclosion (durée moyenne à 9 °C : 14 jours). Nous avons les mêmes pourcentages de mortalité, au 1er stade, pour *S. decemoculata* (durée moyenne à 9 °C : 12 jours), pour *S. pouadensis* (durée moyenne à 12 °C : 12 jours) et pour *S. quadrioculata* (durée moyenne à 12 °C : 12 jours).

Sur 624 jeunes *Ceratophysella bengtssoni*, 37 sont morts avant la 1re mue. Sur les 587 restants (94%), 8% muèrent le 7e jour après l'éclosion, 20% le 8e, 38% le 9e, 20% le 10e, 10% le 11e, 3% le 12e et 1% le 13e jour (durée moyenne à 10,5 °C : 9 jours). Pour une même « portée » la 1re mue s'étale sur 1 à 4 jours (moyenne : 3 jours). A 10,5 °C pour *C. armata* (4% de mortalité) la durée moyenne est aussi de 9 jours ; pour *C. engadinensis* (10% de mortalité) elle est de 8 jours pour la population de la grotte de Moulis et de 10 jours pour celle de la grotte de la Carrière de Riverenert ; pour *C. denticulata* (5% de mortalité) la durée moyenne est de 9,5 jours.

Chez *Hypogastrura purpurescens* à 10,5 °C la durée moyenne du 1er stade est de 12 jours (5% de mortalité).

Les 45 jeunes *Mesachorutes quadriocellatus* muèrent pour la 1re fois entre le 10e et le 15e jour (durée moyenne à 9 °C : 12 jours).

Sur 280 jeunes *Mesogastrura ojcoviensis*, 8 moururent avant de muer. Les 272 restants (97%) muèrent entre le 8e et le 15e jour (durée moyenne à 10,5 °C : 10 jours).

Pour *Acherontiella variabilis* (2% de mortalité) à 10,5 °C la durée moyenne est de 16 jours.

T. balazuci, les *Schaefferia* et surtout *A. variabilis* ont un premier stade un peu plus long que chez les autres espèces.

b) Etude de la durée des stades juvéniles suivants

En étudiant la durée des 2e, 3e, 4e et parfois 5e stades, c'est-à-dire ceux compris entre la 1re et la 4e ou la 5e mue, toujours dans les mêmes conditions de température et d'humidité, nous trouvons la même tendance : plus l'animal se rapproche de l'âge adulte, plus la durée de ses différents stades augmente et se rapproche de l'intermue de l'adulte, comme nous le verrons plus loin. Par exemple, pour *T. balazuci* (à 10,5 °C) nous avons les durées moyennes respectives suivantes pour les stades 1 à 5 : 14, 15, 17, 18 et 18 jours (18,5 jours pour l'intermue de l'adulte) ; pour *C. denticulata* nous avons (à 10,5 °C) : 9,5 jours, 10 jours, 11 jours et 12 jours (13 jours chez l'adulte). La mortalité est pratiquement la même au cours des différents stades ; elle est basse en élevage.

2) ETUDE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE DU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE, CHÉTOTAXIQUE ET DE LA CROISSANCE LINÉAIRE

A partir d'une population-souche, nous avons isolé un grand nombre d'œufs ; nous les avons répartis dans plusieurs flacons, puis avons poursuivi l'élevage des jeunes immatures, jusqu'à l'apparition d'adultes du 7e ou 8e stade ; nous avons prélevé une vingtaine d'individus à chaque stade juste après l'exuviation.

Nous allons prendre comme exemples des espèces hémiédaphiques : *Ceratophysella bengtssoni*, *C. engadinensis* et *C. denticulata* et des espèces « cavernicoles » : *Typhlogastrura balazuci*, *Schaefferia coeca*, *S. willemi* et *S. pouadensis*.

a) Croissance postembryonnaire de Ceratophysella bengtssoni (fig. 10)

α) Etude morphologique

Chez les jeunes, le corps et les appendices sont plus trapus et la tête est proportionnellement beaucoup plus massive que le reste du corps. Au fur et à mesure de la croissance, l'animal « s'affine ». A la naissance, sa taille est de 0,4 mm ; chez l'adulte, elle est de 1 à 1,3 mm.

Source : MNHN, Paris

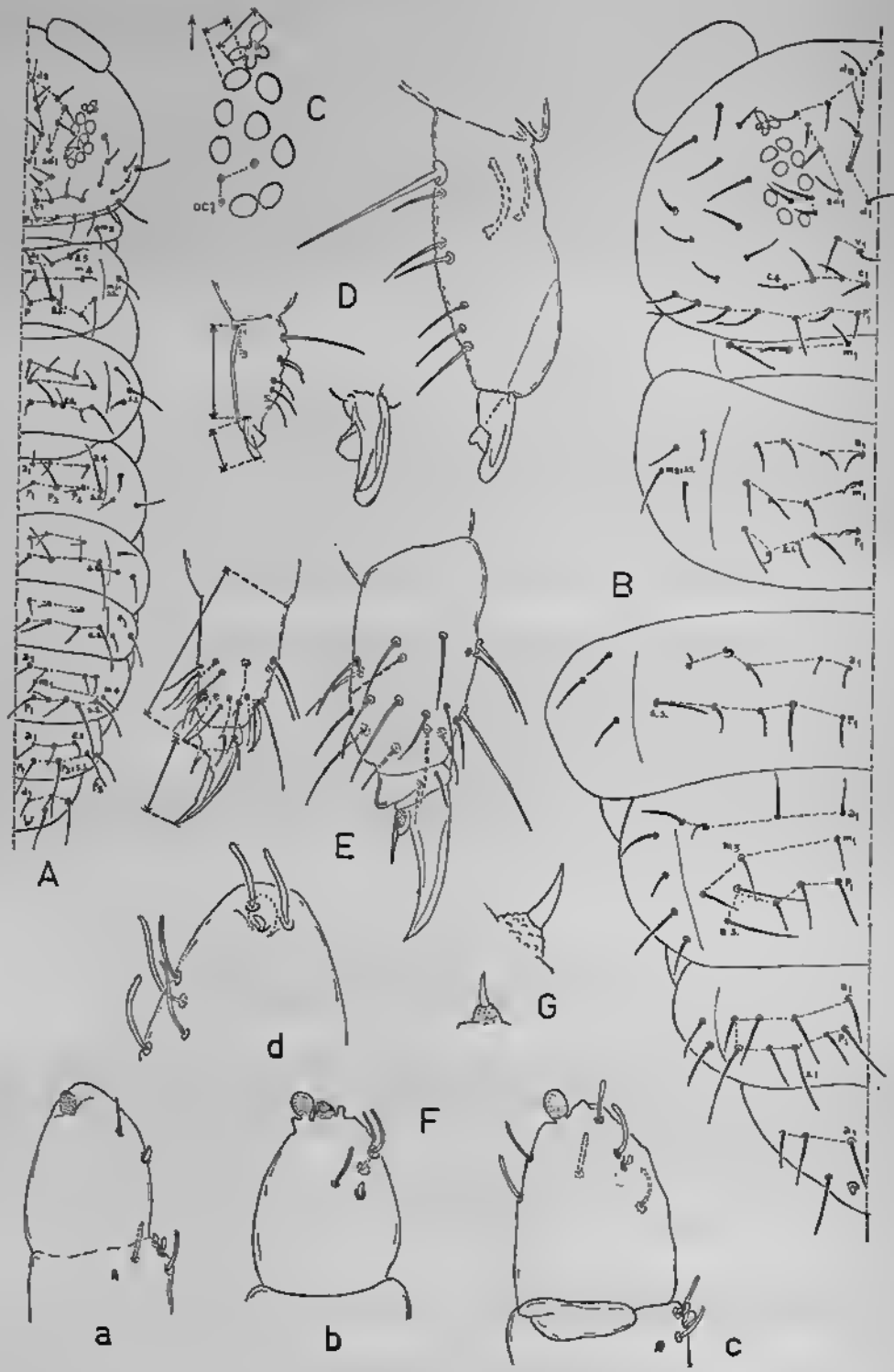


FIG. 10. — *Ceratophysella bengtssoni*. A) Chétotaxie dorsale d'un premier stade (× 375) ; B) Chétotaxie dorsale d'un 6e stade (× 375) ; C) Organe postantennaire et aire oculaire d'un 1er stade (× 937) ; D) Mucron-dens d'un 1er et d'un 6e stades et mucron d'un 7e stade (× 937) ; E) Tibiotarse et ongle III d'un 1er et d'un 6e stades (× 937) ; F) 4e article antennaire, *a*) au 1er stade, *b*) au 2e stade, *c*) au 3e stade, *d*) au 7e stade (× 937) ; G) Epine anale d'un 1er et d'un 6e stades (× 937).

Source : MNHN, Paris

Le troisième segment antennaire porte, dès la naissance, l'organe antennaire III complet : 2 courts sensilles renflés à l'apex, logés dans une fossette tégumentaire ; ils sont encadrés par deux sensilles de garde. Au-dessous un petit sensille arrondi est présent (Fig. 10, F a).

Cette similitude avec l'adulte n'existe pas pour le 4e segment antennaire (Fig. 10, F) : au premier stade on distingue seulement le petit sensille court et globuleux logé dans une fossette du tégument ; au deuxième stade, s'y ajoutent trois sensilles allongés, dont deux sub-apico-externes encadrant le petit sensille globuleux ; enfin au troisième stade viennent s'y adjoindre 3 autres sensilles ; nous avons alors le nombre définitif. Il y a d'ailleurs quelques variations individuelles de un sensille en plus ou en moins.

L'organe postantennaire est constitué par 4 tubercules périphériques, présents dès la naissance. Chez 5% des individus, nous avons trouvé un tubercule en plus ou en moins. Les 8 + 8 cornéules sont présentes dès l'éclosion (Fig. 10, C).

Le tibiotarse possède déjà, à la naissance, ses 18 poils et le prètarse les deux siens (Fig. 10, E). Sur la face ventrale de l'ongle on voit une très petite dent.

Le rétinacle possède normalement 4 + 4 dents. Il présente une dent supplémentaire sur une rame ou sur les deux chez 6% des individus.

La dens (Fig. 10, D) présente à la naissance seulement 6 poils (1% avec 7 poils). Le 7e est en général toujours présent à partir du deuxième stade. Dès le troisième, le renflement dental, à la base du mucron, est visible ; ce renflement, caractéristique de l'espèce, ira en s'accentuant avec l'âge. Le mucron possède déjà une haute lamelle externe chez les individus immatures.

L'orifice génital apparaît sous la forme d'un léger trait au troisième stade et plus nettement au quatrième, alors que les individus ne sont matures qu'à partir du cinquième ou sixième stade (sixième stade chez *H. manubrialis* d'après Ripper, 1930 ; ainsi que pour *C. denticulata* d'après Hale, 1965 ; cinquième stade chez *H. purpurescens* d'après Strebel, 1932). Dans la population de la grotte d'Aubert (Ariège), il y avait 55% de femelles.

Les épines anales (Fig. 10, G) sont disposées sur de hautes papilles dès le premier stade.

Les téguments sont granuleux. A la naissance, le premier stade est peu pigmenté, sauf les deux taches oculaires qui sont rouge-brun. L'animal devient légèrement rosé après la mue, surtout la tête. Cette couleur fonce de plus en plus au cours des stades et les taches oculaires noircissent. Les vieux individus sont très foncés, parfois presque noirs. Les populations habitant les grottes sont légèrement plus claires dans leur ensemble.

Ainsi donc, les seules différences morphologiques entre jeunes et adultes portent sur les sensilles du quatrième article antennaire, sur la pigmentation et sur le mamelon génital.

β) Etude chétotaxique (Fig. 10, A et B)

L'aire oculaire possède ses 3 poils dès la naissance. Sur l'aire frontale, les poils dorsaux (d_1 à d_5) sont tous présents dès le premier stade alors que seul le poil subdorsal (sd_4) manque. Ce dernier est présent au deuxième stade dans 55% des cas, au troisième dans 80%, ensuite dans 90% des cas. L'aire verticale possède à la naissance ses 2 + 2 poils (chez 10% des individus, il n'y en a que 1 + 1) et l'aire occipitale ses deux rangées complètes de 4 + 4 poils.

Au premier stade, le prothorax a seulement 1 + 1 poils (m_3) ; au deuxième, il en porte 2 + 2 (m_1 et m_3) ; le poil m_2 fait son apparition au troisième stade chez 70% des animaux. Aux quatrième et cinquième stades existent encore quelques spécimens (10%) avec seulement 2 + 2 poils, puis, à partir du sixième stade, les 6 poils du prothorax sont toujours présents, sauf dans de rares cas d'assymétrie (6%).

La chétotaxie du mèso- et du mètathorax est semblable. La rangée antèrieure possède toujours 4 + 4 poils, sauf au premier stade où il n'y en a seulement que 3 + 3. La rangée moyenne présente 2 + 2 poils aux deux premiers stades (m_1 et m_4). Le poil m_3 apparaît au troisième stade ; quant à m_2, il n'est présent que sur le mésothorax et cela chez 50% des individus seulement au stade trois, puis chez 75% des adultes. La rangée postérieure a toujours 5 + 5 poils ; p_3 est une soie sensorielle lisse (s.s. sur nos figures) ainsi que m_6.

Source : MNHN, Paris

La chétotaxie des trois premiers segments abdominaux est semblable : deux rangées de poils sur chacun ; l'antérieure avec 3 + 3, la postérieure 4 + 4, aux deux plus jeunes stades et toutes deux 5 + 5 ensuite. La soie sensorielle est p_5.

L'abdomen 4 présente toujours trois rangées de poils : l'antérieure avec 4 + 4 ; la moyenne avec 2 + 2 aux deux premiers stades (m_1 et m_4), 3 + 3 à partir du troisième ; la postérieure avec 5 + 5 poils est complète dès le premier stade. Le poil p_5 est une soie sensorielle.

L'abdomen 5 a deux rangées de poils. L'antérieure avec 3 + 3 chez les deux plus jeunes stades, puis 4 + 4. La postérieure est incomplète chez les deux premiers stades avec 3 + 3 poils (p_1, p_3 et p_5) ; au troisième viennent s'intercaler p_2 dans 50% des cas et p_4 dans 80% des cas ; au quatrième stade, la rangée est complète. Le poil p_3 est une soie sensorielle.

La chétotaxie du sternite 5 est réduite à 2 + 2 poils aux trois premiers stades sexuellement indifférenciés. Au quatrième stade, le mamelon génital apparaît et porte de 1 + 1 à 3 + 3 petits poils à sa base antérieure. Au cinquième stade et suivants, il grossit et en porte de 10 à 25, ainsi que 2 à 6 petites soies. La variation individuelle est forte.

La chétotaxie du 6e segment abdominal est complète dès le 1er stade : 3 + 3 poils pour la rangée antérieure et 1 + 1 (p_2) pour la rangée postérieure avec en p_1, deux petites épines anales.

En résumé les deux premiers stades ont une chétotaxie à peu près semblable ; la seule différence constante est la présence sur le prothorax de 1 + 1 poils au premier stade et de 2 + 2 au deuxième. Au cours du troisième stade, la chétotaxie générale se complète. Au quatrième ou, pour la plupart, au cinquième stade elle est définitive.

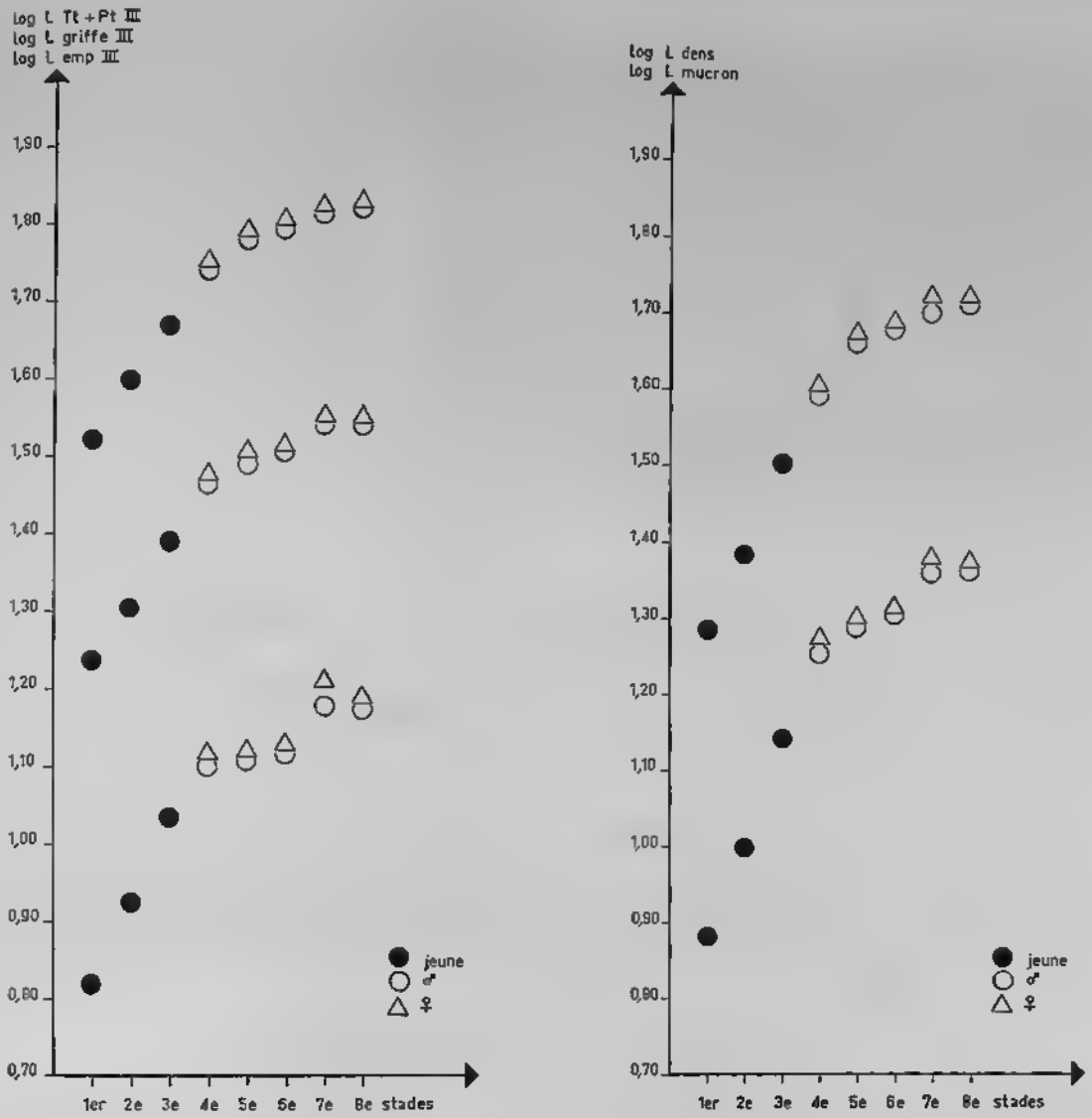
γ) Etude de la croissance

La notion de « taille » ou longueur totale est imprécise chez les Collemboles. En effet, la tête, les segments thoraciques et abdominaux peuvent être plus ou moins aplatis ou téléscopés les uns dans les autres sur la préparation. Nous avons donc fait des mesures sur les organes les plus sclérotinisés, où les points de repére sont les mieux visibles à tous les stades du développement. Nous avons retenu : la longueur de la griffe de la patte III (g III), de l'empodium de la patte III (emp III), du tibiotarse + prétarse III (Tt + pt III), du mucron (m), de la dens (d), de l'épine anale (ep an), le diamètre de la cornéule B et la plus grande longueur de l'organe postantennaire (o p ant). Nous avons aussi mesuré, à titre indicatif, la longueur de la tête et la longueur thorax + abdomen.

Nos points de repére sont indiqués sur la Fig. 10. Nous avons mesuré les appendices droits et gauches, ces derniers ne servant que de vérification. Nos mesures, faites au tube à dessin en utilisant des échelles étalonnées à l'aide d'un micromètre objectif, ont été effectuées à l'unité prés de ces échelles : l'erreur relative est au maximum de 4%. L'échelle, au plus fort grossissement, comprend 50 divisions ; elle a été établie à moins d'une division près du micromètre objectif : l'erreur relative sur sa construction est inférieure à 1%. L'erreur relative sur la mesure est donc au maximum de 5%.

Pour l'étude de la croissance, nous avons construit des représentations graphiques en coordonnées semi-logaritbmiques avec, en ordonnées, le logaritbme de la longueur de l'organe étudié et, en abscisses, les 8 stades séparés par les mêmes intervalles. Contrairement à ce que trouve Agrell (1948) pour *H. sahlbergi*, nous voyons sur les graphiques 6 et 7 qu'il existe un point d'inflexion entre le quatrième et le cinquième stade, c'est-à-dire à la quatrième mue, sauf pour la longueur de l'épine anale, la longueur th + abd et le diamètre de la cornéule où le point d'inflexion se trouve vers les troisiéme et quatrième mues. Jusqu'à cette quatrième mue pour tous les organes, la croissance est rapide ; ensuite, elle se ralentit nettement pour atteindre un palier vers les sixième et septième mues. L'animal mue ensuite sans grandir. Nous avons séparé sur nos graphiques les mâles des femelles : la taille de ces dernières est toujours légérement supérieure, mais leur croissance est parallèle. Agrell a trouvé pour *H. sahlbergi* 7 stades avant d'atteindre la taille maximum ; Hale (1965) en indique 6 pour *C. denticulata* et ne signale pas la présence d'un point d'inflexion à la quatrième mue.

Source : MNHN, Paris

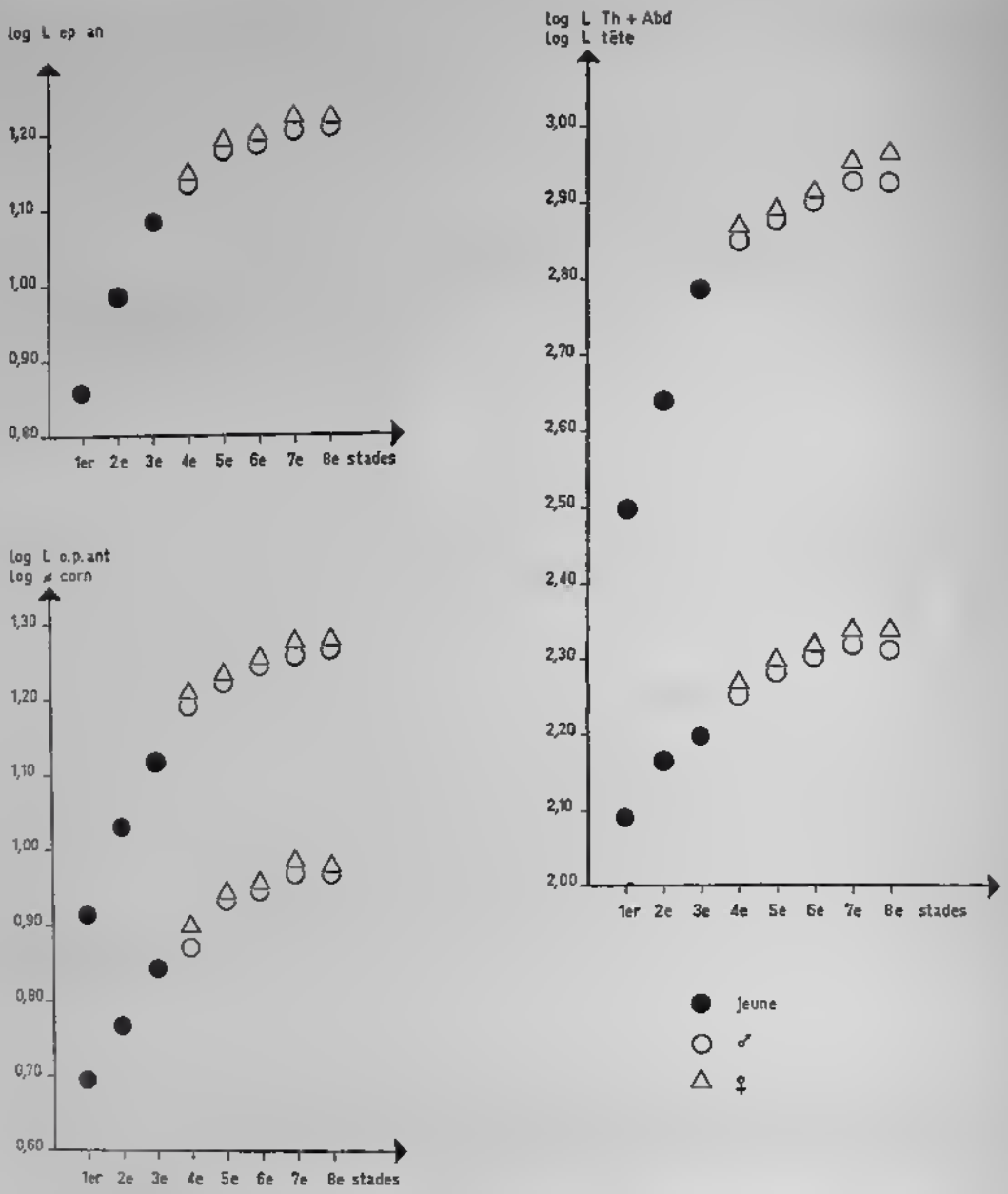


GRAPHIQUE 6. — Croissance de l'empodium, de la griffe, du tibiotarse, de la dens et du mucron de *Ceratophysella bengtssoni*. En abscisses les stades ; en ordonnées les logarithmes des mesures.

C'est la tête qui a la croissance la moins forte ; celle-ci est en effet déjà très grosse à la naissance. Selon HALE, le « progression factor » pour la longueur de la tête de *C. denticulata* est de 1,19 à chaque mue et cela jusqu'à la cinquième comprise, ensuite la croissance cesse. Pour AGRELL le taux de croissance de la tête de *H. sahlbergi* est de 1,13, mais il indique que ce taux semble diminuer au fur et à mesure du développement. L'allométrie minorante de la tête a été signalée par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1948) comme un phénomène général.

Nous avons calculé les taux d'accroissement en faisant le rapport de la longueur de l'organe étudié au stade n + 1 sur sa longueur au stade n ; nous voyons dans le tableau suivant (établi pour les mâles) qu'en général les organes ont un taux d'accroissement assez fort et constant du premier au quatriéme stades. Ensuite, le taux décroît sensiblement et se stabilise vers l'unité. La croissance est donc importante surtout aux trois premières mues et diminue beaucoup à la quatrième. Il y a quelques variantes : l'épine anale et surtout la longueur th + abd présentant un taux qui diminue sensiblement à la troisiéme mue ; la dens, l'épine anale et le diamètre

Source : MNHN, Paris



GRAPHIQUE 7. — Croissance de l'épine anale, de l'organe postantennaire, de la cornéule B, de la tête et du thorax + abdomen de *Ceratophysella bengtssoni*.

de la cornéule ayant une croissance un peu plus longue, leur taux d'accroissement diminue encore à la cinquiéme mue. Ce sont le mucron (3,2), la dens (2,8) et la longueur th + abd (2,9) qui ont les taux d'accroissement généraux (rapport de la longueur de l'organe chez l'adulte sur sa longueur au 1er stade) les plus élevés ; la tête a le plus faible (1,8). La valeur moyenne des taux d'accroissement chez les jeunes est de 1,22 (1,13 pour la tête ; 1,33 pour le mucron). Ce sont des valeurs assez faibles pour des Insectes.

On peut considérer les taux d'accroissement des immatures comme constants ; la règle de DYAR (1890) se vérifie. Les adultes muent mais ne grandissent pratiquement plus.

La croissance linéaire est essentiellement discontinue puisqu'elle est conditionnée par

Source : MNHN, Paris

TAUX D'ACCROISSEMENT DES MÂLES CHEZ *CERATOPHYSELLA BENGTSSONI*

Mue	g III	emp III	Tt + pt III	m	d	ep. an	ø corn	o. p. ant	Th + Abd	Tête
1re	1,20	1,27	1,20	1,34	1,26	1,23	1,18	1,20	1,38	1,17
2e	1,22	1,28	1,18	1,36	1,29	1,25	1,19	1,23	1,40	1,10
3e	1,20	1,20	1,20	1,30	1,24	1,12	1,10	1,20	1,20	1,13
4e	1,07	1,02	1,08	1,08	1,20	1,11	1,15	1,08	1,07	1,08
5e	1,05	1,03	1,03	1,06	1,04	1,01	1,03	1,05	1,06	1,05
6e	1,07	1,10	1,10	1,09	1,05	1,04	1,05	1,03	1,06	1,03
7e	1,00	1,00	1,00	1,00	1,02	1,00	1,00	1,02	1,00	1,00

les mues. Nous avons constaté qu'il y a lieu de distinguer la croissance linéaire définie par les dimensions d'organes bien sclérotinisés, dont la croissance est strictement limitée à la mue et la croissance du thorax et de l'abdomen dont les téguments relativement extensibles croissent légèrement aussi entre les mues.

b) **Croissance postembryonnaire de Ceratophysella engadinensis et de C. denticulata**

α) Etude morphologique

Taille à la naissance : 420 μ ; le mâle adulte mesure : 1 250 μ et la femelle : 1 370 μ en moyenne (planche 3, A).

Le développement des différents organes est semblable à celui de *C. bengtssoni ;* seule variation à mentionner : le petit sensille logé dans une fossette du tégument est encadré, au deuxième stade, de 2 sensilles sub-apico-externes et plus bas de deux sensilles dorso-internes ; au troisième stade s'ajoutent 2 sensilles dorso-médians puis encore 1 ou 2 sensilles dorso-médians dans 50% des cas.

β) Etude chétotaxique (Fig. 12 K, L, M)

La chétotaxie et son développement sont les mêmes pour la tête que chez *C. bengtssoni.* Quelques différences sont à noter au thorax : sur le prothorax, aux deux premiers stades, il n'y a que 1 + 1 poils (m_3), les 2 autres apparaissant au troisième ; sur le méso- et le métathorax, m_2 est présent dès le premier stade.

La chétotaxie des segments abdominaux 1, 2 et 3 est identique chez les trois espèces aux deux premiers stades avec 3 + 3 et 5 + 5 poils (a_3 et p_3 manquants). Pour *C. engadinensis* et *C. denticulata,* au troisième stade apparaissent les poils m_2, m_3 et p_3, parfois aussi m_4 et a_3 ; la soie sensorielle est en p_5.

Aux deux premiers stades, la chétotaxie de ces deux espèces est la même pour le segment 4 avec trois rangées de poils : 4 + 4,1 + 1 et 5 + 5 où a_1, a_4, m_2, m_3, m_4, m_5, m_6 et p_3 manquent (soie sensorielle en p_5). Dès le troisième stade, la chétotaxie est complète : nous trouvons alors chez les deux espèces trois rangs de : 5 + 5 (a_1 manquant ; a_4 présent), 4 + 4 (m_2 et m_3 manquants ; m_4, m_5 et m_6 présents) et 5 + 5 ou 6 + 6 poils (p_3 manquant chez *C. engadinensis ;* la soie sensorielle est en p_5).

Pour le segment abdominal 5, la chétotaxie des deux espèces est identique aux deux premiers stades avec deux rangs de 3 + 3 poils où a_2, a_4 et p_2, p_4 manquent (soie sensorielle en p_3). A partir du troisième stade, a_4 est toujours absent, p_2 et p_4 apparaissent mais les deux espèces se différencient par l'absence constante chez *C. engadinensis* de a_2 : nous avons alors chez celui-

Source : MNHN, Paris

là deux rangs de 3 + 3 et 5 + 5 poils (avec p_1 décalé latéralement) et chez *C. denticulata* : 4 + 4 (a_2 présent) et 5 + 5 poils. La chétotaxie ventrale de ce segment et son développement sont proches de ceux de *C. bengtssoni*. Au quatrième stade, le mamelon du mâle porte de 4 à 6 poils et de 0 à 2 petites soies le long de la fente ; chez la femelle, 6 à 8 poils et 2 petites soies. Au cinquième stade, les poils sont plus nombreux (12 poils et 8 soies chez le mâle et 8 à 12 poils et 2 soies chez la femelle). Il y a dans ces populations 55 % de femelles.

La chétotaxie du 6e segment est semblable, à tous les stades, chez les trois espèces.

γ) Etude de la croissance

Les taux d'accroissement sont très proches pour les deux espèces et semblables à ceux de *C. bengtssoni*. Ils sont plus élevés aux trois premières mues pour la griffe, le tibiotarse, la dens, l'épine anale, la cornéule, l'organe postantennaire ; aux deux premières mues pour la tête et aux quatre premières pour le mucron et la longueur th + abd. Ils diminuent tous ensuite et tendent vers l'unité à partir de la sixième ou septième mue. La croissance est donc forte aux trois ou quatre premières mues. Ce sont l'épine anale (2,6), le mucron (2,9) et la longueur th + abd (3) qui ont les taux généraux d'accroissement les plus élevés ; la cornéule (1,7) et la tête ont les plus bas. La valeur moyenne chez les jeunes est de 1,23 (avec 1,3 pour le mucron, l'épine anale et la longueur th + abd et 1,1 pour le diamètre de la cornéule B, l'organe postantennaire et la tête). On peut, là encore, considérer les taux des immatures comme constants ; il y a cependant des taux légèrement plus forts à la première mue.

c) Croissance postembryonnaire de Schaefferia coeca

α) Etude morphologique (Fig. 11)

A la naissance (L = 0,65 mm), le corps et les appendices sont plus trapus que chez l'adulte (L = 1,7 mm) et la tête est proportionnellement plus massive que le reste du corps.

Le 3e article antennaire porte dès la naissance l'organe antennaire III complet (Fig. 11, F, a). Par contre, le nombre de sensilles du 4e article varie avec l'âge (Fig. 11, F, b et c) : au premier stade, nous ne trouvons que le petit sensille globuleux ; au deuxième stade apparaissent 2 sensilles sub-apico-externes encadrant le précédent et 2 médians ; puis, aux stades suivants s'ajoutent d'autres sensilles médians-internes ou médians : au troisième stade 25 % avec 7 sensilles et 75 % avec 8 ; au quatrième : 33 % avec 8 sensilles, 34 % avec 9 et 33 % avec 10 ; aux cinquième et sixième : 50 % avec 9 sensilles et 50 % avec 10 ; au septième stade : 50 % avec 10 sensilles, 49 % avec 11 et 1 % avec 9 ou 12.

L'organe postantennaire est formé par 4 tubercules périphériques dès la naissance (Fig. 11, C). Il y a, à tout âge, des variations individuelles : 3 tubercules chez 1 %, 4 chez 70 %, 5 chez 25 % et 6 chez 4 % (ceci sur 220 exemplaires) ; on remarque souvent des languettes secondaires sur les tubercules. Les yeux sont absents, mais sur 100 individus, nous en avons trouvé un avec 1 + 0 et un avec 1 + 1 cornéules de taille réduite (⌀ : 2,5 à 3 μ). L'aire oculaire est pigmentée, surtout en deux endroits (Fig. 11, J).

A la naissance, le tibiotarse a déjà ses 18 poils, l'ongle sa dent ventrale située en son milieu et ses 2 petites dents latérales sub-basales comme chez l'adulte (Fig. 11, E). La dens (Fig. 11, D) a déjà ses 3 poils à l'éclosion ; le mucron est réduit à une papille arrondie.

L'orifice génital (Fig. 11, H) apparaît au quatrième stade. Les épines anales (Fig. 11, G) sont insérées sur de hautes papilles.

Le tégument est granuleux et dépigmenté. Au premier stade, il est blanchâtre et les taches oculaires sont invisibles. Chez l'adulte, seules quelques petites taches brun-pâle sont visibles sur le dos, mais l'aire oculaire (Fig. 11, J) est plus pigmentée avec des taches foncées en deux régions.

Il y avait dans cette population 60 % de femelles.

Source : MNHN, Paris

β) Etude chétotaxique (Fig. 11, A et B)

L'aire oculaire n'a que 2 poils (Oc_2 et Oc_3) ; quelques-uns possèdent aussi Oc_1. Sur l'aire frontale, la rangée dorsale est toujours complète alors que seul le poil subdorsal Sd_4 n'apparaît qu'au deuxième stade. Les aires verticale et occipitale sont complètes dès la naissance.

Aux deux premiers stades, le prothorax ne porte que 1 + 1 poils (m_3) ; au troisième, m_1 et m_2 apparaissent. Chez 20% des individus existe un poil supplémentaire m'_2. Pour le méso- et métathorax, la chétotaxie aux deux premiers stades est identique (avec 3 rangs de 3 + 3, 3 + 3 et 4 + 4 poils ; soies sensorielles en p_3 et m_6) ; elle se complète et est définitive au troisième stade (avec 3 rangs de 4 + 4 poils chacun).

Il en est de même pour les trois premiers segments abdominaux (avec 3 + 3 et 4 + 4 puis 3 + 3, 2 + 2 et 5 + 5 ; soie sensorielle en p_5) où la rangée moyenne (m_2 et m_4) n'apparaît qu'au troisième stade chez 15% des individus et d'un seul côté chez 50% ; à partir du quatrième, elle est présente chez 60% et chez 20% d'un seul côté. L'abdomen 4 a trois rangs de poils : l'antérieur avec toujours 4 + 4 ; le médian et le postérieur, avec respectivement 1 + 1 et 4 + 4 aux deux premiers stades, se complètent au troisième (2 + 2 et 5 + 5 ; avec en p_5 la soie sensorielle). Il en va de même pour la chétotaxie dorsale de l'abdomen 5 (avec aux deux premiers stades 2 rangées de 3 + 3 poils, puis 3 + 3 et 5 + 5 ; avec en p_3 la soie sensorielle). Sa face ventrale ne porte que 2 + 2 poils aux deux plus jeunes stades et 5 + 5 au troisième. Au quatrième en arrière de ceux-ci, apparaît le mamelon génital (Fig. 11, H) : chez le mâle, nous observons de 2 à 8 petites soies et 4 à 9 poils sur le bord antérieur du mamelon ; chez la femelle, il y a 0 à 2 soies courtes et 4 à 8 poils. Au cinquième stade chez le mâle : 8 à 12 petites soies et 9 à 18 poils antérieurs, chez la femelle 2 soies et 5 à 12 poils. A partir du sixième stade, chez le mâle : 12 à 16 petites soies et 15 à 20 poils, chez la femelle 2 soies et 10 à 16 poils. La variation individuelle est assez forte.

Les poils sont légèrement crénelés, surtout les plus longs (Fig. 11, I, a).

En résumé, les deux premiers stades ont une chétotaxie semblable ; la seule différence notable porte sur la présence ou non de sensilles sur l'article antennaire IV. Le troisième stade est une transition vers la chétotaxie définitive qui est atteinte, sauf pour le mamelon génital, au quatrième stade.

γ) Etude de la croissance

Nous avons tracé les mêmes graphiques, en coordonnées semi-logarithmiques, que pour les espèces précédentes. Le point d'inflexion se situe entre le quatrième et le cinquième stade, c'est-à-dire à la quatrième mue, pour l'épine anale, l'organe postantennaire et le tibiotarse, à la cinquième mue pour la griffe, le mucro-dens, la longueur th + abd et la tête. Puis la croissance se ralentit et s'arrête à la sixième ou septième mue ; l'animal continue ensuite à muer sans grandir.

Les taux d'accroissement sont élevés du premier au quatrième stades, puis diminuent et tendent vers l'unité à la cinquième ou sixième mue. La croissance est donc forte aux trois premières mues. Pour la griffe, le mucro-dens, la longueur th + abd et la tête, la croissance est un peu plus longue. Ce sont l'épine anale (3,6), la griffe et la longueur th + abd (3) qui ont les taux généraux d'accroissement les plus élevés ; la tête (1,7) a le plus bas. La valeur moyenne du taux chez les jeunes est de 1,25 (avec 1,4 pour l'épine anale et 1,1 pour la tête).

Le développement postembryonnaire de *Schaefferia willemi* est très proche du précédent. Les différences morphologiques portent sur les points suivants : cette espéce a 4 + 4 cornéules dès le premier stade (1 exemplaire sur 130 en avait 4 + 5) ; son organe postantennaire présente presque toujours 4 tubercules périphériques (chez 2% : 3) ; son 4e article antennaire porte toujours dès le troisiéme stade 7 sensilles.

Quant aux différences sur la chétotaxie et son développement, elles sont très légères ; cette espéce présente toujours 3 poils oculaires et la chétotaxie de l'abdomen 4 est plus fournie (rangées antérieure et moyenne complètes chez l'adulte avec chacune 4 + 4 poils).

Source : MNHN, Paris

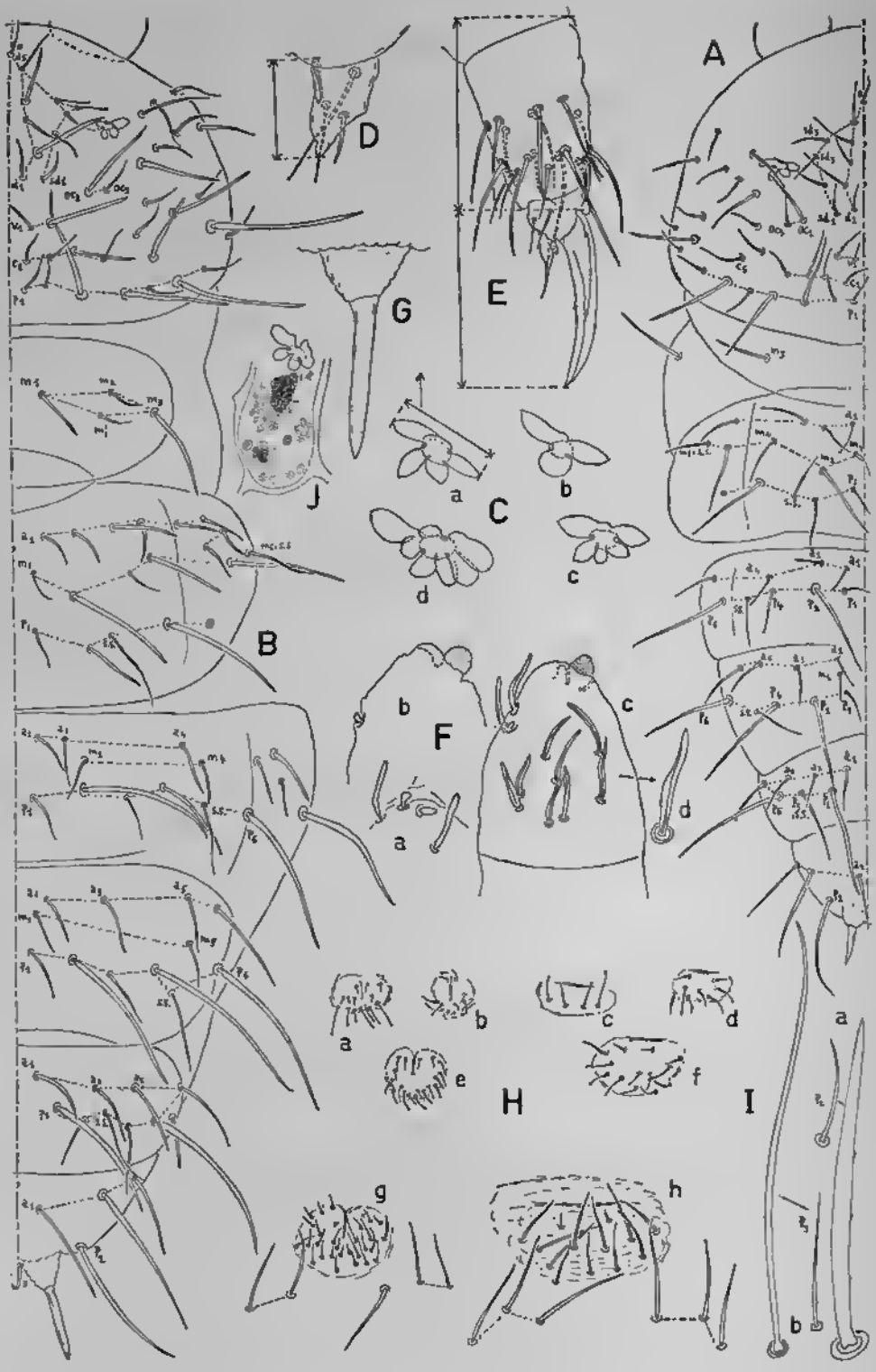


FIG. 11. — *Schaefferia coeca*. A) Chétotaxie dorsale d'un 1er stade (× 375) ; B) Chétotaxie dorsale d'un 7e stade (× 187) ; C) Organe postantennaire (× 937) : *a*) normal, *b*) réduit à 3 tubercules, *c*) avec un tubercule supplémentaire, *d*) avec 2 tubercules supplémentaires ; D) Mucro-dens d'un 7e stade (× 375) ; E) Tibiotarse et ongle III d'un 7e stade (× 375) ; F) *a*) Organe antennaire III d'un 1er stade (× 937), *b*) 4e article antennaire d'un 1er stade (× 937), *c*) d'un 7e stade (× 375), *d*) un sensille (× 937) ; G) Epine et papille anale d'un adulte

Source : MNHN, Paris

La croissance linéaire de ses organes est pratiquement parallèle à celle des organes de *S. coeca*.

Le développement de *Schaefferia pouadensis* est proche aussi. Cette espèce diffère des précédentes par certains caractères morphologiques : chez les jeunes comme chez les adultes, l'organe postantennaire comporte 4 (chez 72%) ou 5 (28%) tubercules périphériques ; le nombre de cornéules varie de 1 à 4 par aire oculaire (2 chez 16,5% et 3 chez 76,5%). Le nombre de sensilles à l'article antennaire IV (Fig. 12, I) est de 5 (70% des cas), 6 (20%) ou 7 (10%) à partir du quatrième stade. A la naissance le jeune est blanchâtre avec de trés rares et minuscules grains de pigment brun-rouge ; seules, les deux taches de l'aire oculaire sont déjà bien visibles. Quand l'animal vieillit, les granulations pigmentaires éparses deviennent plus nombreuses et plus foncées ; elles se concentrent en petites taches disséminées sur la face dorsale et les deux taches oculaires sont plus grandes et plus sombres. Il y avait dans cette population 50% de femelles.

La chétotaxie et son développement sont trés proches de ceux de *S. coeca* et de *S. willemi*. Sur le méso- et le métathorax la seule différence est la présence, dès le premier stade, de a_4 et l'absence de m_3. Aux deux premiers stades, la chétotaxie des segments abdominaux 1, 2, 3 est identique à celle de *S. coeca* et *S. willemi*. Mais, à partir du troisième stade (Fig. 12, J), elle en diffère par l'absence de rangée moyenne ; la rangée antérieure se complète par a_3 (80% des cas) et la postérieure par p_3. Le segment abdominal 4 a la même chétotaxie que celle de *S. coeca*, mais p_3 n'est présent que dans 10% des cas. Quant aux chétotaxies dorsales et ventrales des cinquième et sixième segments, elles sont semblables chez les trois espéces.

Les croissances linéaires sont aussi très proches avec une forte croissance aux 3 ou 4 premières mues.

d) Croissance postembryonnaire de Typhlogastrura balazuci

α) Etude morphologique (Fig. 12)

A la naissance, la tête est proportionnellement plus massive que le reste du corps. Tailles moyennes, au 1er stade : 850 μ, des adultes mâles : 2 200 μ, et des femelles : 2 500 μ.

L'organe antennaire III est complet dès la naissance. Sur l'article antennaire IV (Fig. 12, D) nous trouvons dès le premier stade, un petit sensille logé dans une fossette du tégument, au deuxième 5 sensilles, au troisième 6 (chez 40%) et ensuite 6 (10%), ou 7 (80%), ou 8 (5%), ou 9 (5%).

L'organe postantennaire, chez les jeunes comme chez les adultes, est formé de 3 tubercules chez 1% des exemplaires, de 4 chez 65,5%, de 5 chez 32,5% et de 6 chez 1%. Il n'y a pas non plus de rapport entre l'âge de l'animal et le nombre de cornéules (de 0 à 3) subsistantes (Fig. 8).

Dès la naissance, le tibiotarse a ses 19 poils et la griffe porte une forte dent au milieu de la crête interne et quatre petites dents latérales sub-basales.

La dens présente 6 ou 7 poils (50% dans chaque cas) aux premier et deuxième stades. Le 8e poil apparaît au troisième dans 50% des cas et est présent au quatrième chez 90% des individus.

C'est au quatrième stade (Fig. 12, E et F) que l'orifice génital est visible sur le petit mamelon ; mais parfois, dès le troisiéme, on distingue une légére fissure à l'emplacement du futur orifice. Il y a 60% de femelles dans cette population.

Les longues épines anales sont placées sur de hautes papilles distinctes dès l'éclosion.

Le tégument est granuleux. Le jeune, à sa naissance est blanc-crème ; seuls, quelques petits grains de pigment brun-pâle sont disséminés dans l'hypoderme. Durant la croissance, ces granulations deviennent légèrement plus nombreuses, plus foncées et se concentrent en petites taches. Les plages oculaires sont un peu plus pigmentées (planche 3, B).

(× 375) ; H) Mamelons génitaux (× 375) : *a* et *b*) ♂ au 4e stade, *c* et *d*) ♀ au 4e stade, *e*) ♂ au 5e stade, *f*) ♀ au 5e stade, *g*) ♂ au 7e stade, *h*) ♀ au 7e stade ; I) Poils du thorax II (× 937) avec : *a*) p_4 aux 1er et 7e stades, *b*) p_4 (s.s) aux 1er et 7e stades ; J) Aire oculaire d'un adulte (× 375).

Source : MNHN, Paris

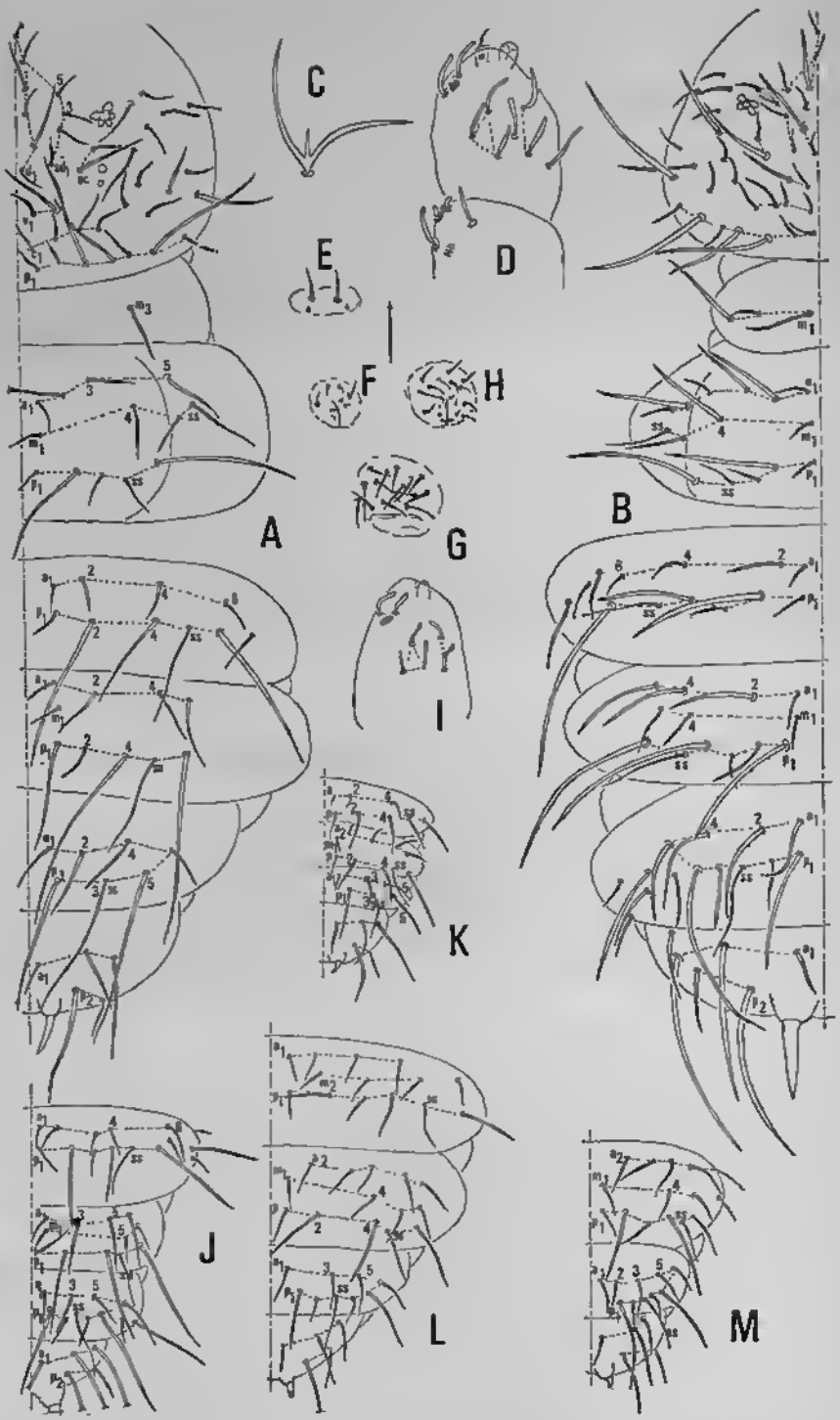


FIG. 12. — *Typhlogastrura balazuci*. A) Chétotaxie dorsale d'un 1er stade (× 450) ; B) Chétotaxie dorsale d'un 6e stade (× 225) ; C) Poil tératologique à la place du p_2 sur l'abdomen 5 d'un 2e stade (× 450) ; D) Vue dorsale des articles antennaires III et IV d'un adulte (× 450) ; E) Aire génitale d'une future ♀ au 4e stade (× 450) ; F) Mamelon génital d'un futur ♂ au 4e stade (× 450) ; G) Mamelon génital d'une ♀ au 5e stade (× 450) ; H) Mamelon génital d'un ♂ au 5e stade (× 450).

Schaefferia pouadensis : I) Article antennaire IV d'un 4e stade (× 450) ; J) Chétotaxie dorsale de l'abdomen 3, 4, 5 et 6 d'un 3e stade (× 225).

Ceratophysella engadinensis : K) Chétotaxie dorsale de l'abdomen d'un 1er stade (× 450) ; L) Chétotaxie dorsale de l'abdomen d'un 7e stade (× 225).

Ceratophysella denticulata : M) Chétotaxie dorsale de l'abdomen d'un 5e stade (× 225).

Source : MNHN, Paris

β) Etude chétotaxique (Fig. 12, A et B)

Les poils de l'aire oculaire, chez les jeunes et les adultes, sont variables en nombre et en position : 3 chez 20% et 2 chez 80%. Sur l'aire frontale, les poils dorsaux sont tous présents dès le permier stade, alors que le poil sub-dorsal 4 n'existe, à partir du troisiéme stade, que chez 40% des individus. Les aires verticale et occipitale ont leur chétotaxie complète dès la naissance.

Le prothorax a 1 + 1 poils (m_2) à la naissance, 2 + 2 (m_1 et m_3) au deuxiéme stade et 3 + 3 ensuite. La rangée antérieure du méso- et du metatborax a 3 + 3 poils aux deux premiers stades et 4 + 4 ensuite. La rangée moyenne est toujours incomplète (m_1 et m_4) avec en m_6, comme d'habitude, une soie sensorielle. La rangée postérieure a toujours 5 + 5 poils avec une courte soie sensorielle en p_4.

Les trois premiers segments abdominaux possèdent toujours deux rangées de poils : l'antérieure est incomplète (a_3 et a_5 manquant à tous les stades) ; la postérieure se compose, aux deux premiers stades, de 5 + 5 poils et à partir du troisiéme de 6 + 6 ; la soie sensorielle est p_5. Le 4e segment porte trois rangées de poils : l'antérieure avec toujours 4 + 4 ; la moyenne, réduite à m_1 aux deux premiers stades, présente 3 + 3 poils chez 40% dés le troisième stade, chez 50% au quatriéme et chez 60% ensuite ; la rangée postérieure a 5 + 5 aux deux premiers stades, ensuite 6 + 6 ; p_5 est la soie sensorielle. Les 5e et 6e segments ont la même chétotaxie que chez *Schaefferia coeca;* celle du sternite 5, avec le mamelon génital, en est aussi trés proche.

En résumé, la chétotaxie des deux premiers stades est semblable sauf pour le prothorax ; elle se complète au troisiéme et est définitive à partir du quatrième stade sauf pour le mamelon génital.

γ) Etude de la croissance

D'après le graphique 8 construit, comme pour les espèces précédentes, en coordonnées semi-logarithmiques, on constate l'existence d'un point d'inflexion au niveau de la troisiéme ou quatrième mue pour les longueurs de l'épine anale, de la griffe et de la dens ; à la quatrième mue pour les longueurs de l'organe postantennaire, du tibiotarse, de l'empodium, du th + abd, de la tête et pour le diamétre des cornéules subsistantes et au niveau de la quatrième ou cinquiéme mue pour la longueur du mucron. Donc, jusqu'à la troisiéme ou la quatriéme mue selon les organes, la croissance est rapide, puis elle se ralentit et atteint un palier vers les sixiéme et septième mues ; l'animal mue ensuite sans grandir.

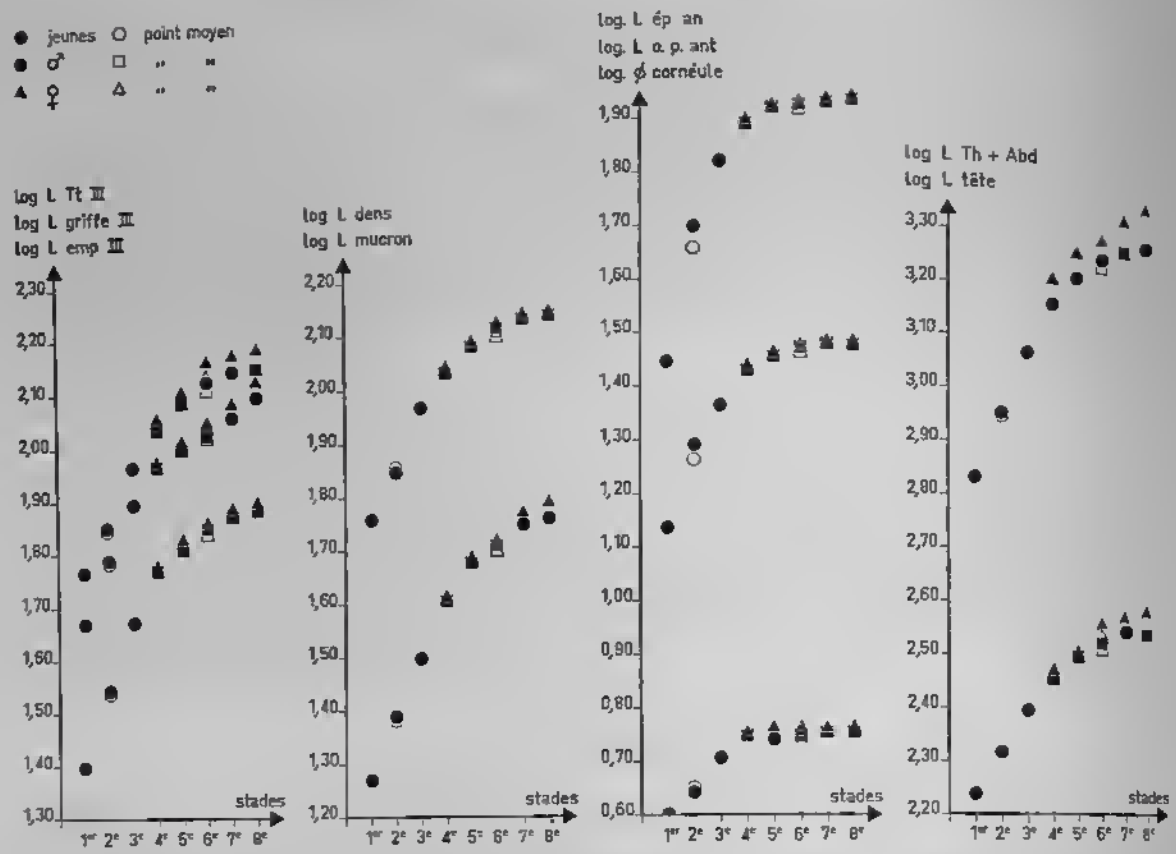
Les taux d'accroissement des mâles sont reproduits dans le tableau ci-dessous. La croissance des femelles est paralléle, quoique légérement un peu supérieure.

TAUX D'ACCROISSEMENT DES MÂLES CHEZ *TYPHLOGASTRURA BALAZUCI*

Mue	g	emp	T t	m	d	ep an	o. p. ant	ø corn	Tête	Th + Abd
1re	1,32	1,39	1,22	1,32	1,24	1,78	1,42	1,10	1,20	1,32
2e	1,27	1,35	1,30	1,28	1,29	1,32	1,18	1,16	1,20	1,30
3e	1,17	1,25	1,20	1,28	1,18	1,18	1,17	1,10	1,15	1,23
4e	1,07	1,09	1,12	1,17	1,10	1,08	1,07	1,00	1,08	1,12
5e	1,07	1,09	1,09	1,08	1,08	1,01	1,03	1,02	1,06	1,10
6e	1,08	1,06	1,05	1,10	1,04	1,01	1,02	1,02	1,05	1,04
7e	1,08	1,02	1,01	1,03	1,01	1,01	1,00	1,00	1,00	1,02

Ce sont le mucron, dont la croissance est un peu plus longue, l'épine anale et l'empodium qui ont les taux généraux d'accroissement les plus élevés (3) ; les cornéules subsistantes (1,4) et la tête (2) ont les plus bas. La valeur moyenne du taux d'accroissement chez les jeunes est de 1,25 (avec 1,37 pour l'épine anale et 1,12 pour les cornéules).

Source : MNHN, Paris



GRAPHIQUE 8. — Croissance de la dens, du mucron, du tibiotarse, de la griffe, de l'empodium, de l'épine anale, de l'organe postantennaire, de la cornéule, de la tête et du thorax + abdomen de *Typhlogastrura balazuci*.

e) Conclusions

α) Ainsi, du point de vue MORPHOLOGIQUE, chez toutes ces espèces, certains organes ont déjà à la naissance la même forme et sont en même nombre que chez l'adulte; on n'y observe ensuite que des variations de taille ; ce sont : l'organe antennaire III, l'organe postantennaire, les cornéules, la patte avec son tibiotarse, son prétarse et sa griffe, le tube ventral, le rétinacle, la furca avec ses denx dens et leur mucron, les épines anales et le tégument.

Les seuls organes se développant au fur et à mesure de la croissance sont : les sensilles de l'article antennaire IV (à la naissance, présence du seul petit sensille arrondi ; au deuxième stade apparition de 2 sensilles l'encadrant et de 1 à 3 autres selon l'espèce ; aux troisième et suivants, augmentation de ce nombre), le mamelon génital (apparaissant au quatrième stade avec la fente bien nette) et la coloration pigmentaire qui devient de plus en plus foncée au fur et à mesure que l'animal vieillit.

β) Pour la CHÉTOTAXIE, il y a aussi des organes chez qui elle est définitive dès l'éclosion; ce sont : la tête (sauf pour la rangée sub-dorsale de l'aire frontale qui n'est complète qu'au deuxième stade avec l'apparition du poil sd_4) et le 6e segment abdominal.

La chétotaxie des autres organes se complète à chaque mue. Ainsi, le prothorax chez certaines espèces n'a que 1 + 1 poils au premier stade, 2 + 2 au deuxième et toujours 3 + 3 ensuite ; chez d'autres espèces, les deux premiers stades ont 1 + 1 poils et les suivants 3 + 3. En général, au premier ou aux deux premiers stades il manque 1, quelquefois 2 poils par demi-

Source : MNHN, Paris

rangée ; ce ou ces poils manquants apparaissent au troisième. Parfois, une rangée entiére n'est présente qu'à partir du troisième stade ; parfois aussi, mais plus rarement, certaines rangées sont complétes dès la naissance (souvent la rangée postérieure du méso- et du métathorax). La dens, chez les espèces où elle porte 8 poils à l'état adulte, n'en présente que 6 ou 7 au premier ou aux deux premiers stades.

Quant au sternite abdominal 5, il n'a que 2 + 2 poils antérieurs aux deux premiers stades, 3 + 3 ou 5 + 5 au troisième. Au quatrième stade, le mamelon apparaît. Il porte des poils et de petites soies dont le nombre croît à chaque mue, jusqu'à la sixième ou septiéme. La variation individuelle est assez grande.

En résumé, les deux plus jeunes stades ont une chétotaxie à peu prés semblable, incompléte ; au troisiéme stade, il s'y ajoutent quelques poils et elle est complète et définitive à partir du quatriéme ou cinquiéme, sauf pour le mamelon génital. Il y a souvent des assymétries.

γ) Croissance linéaire. Chez toutes ces espèces, la tête est, à la naissance, proportionellement plus massive que le thorax et l'abdomen ; le corps et les appendices sont plus « trapus ». A mesure du développement, l'animal « s'affine ».

Les points d'inflexion des graphiques en coordonnées semi-logarithmiques se situent en général à la quatrième mue, parfois à la troisième ou à la cinquième.

La croissance des mâles et des femelles est paralléle ; la taille de ces dernières est légérement supérieure.

Les taux d'accroissement sont plus élevés aux trois premières mues, puis ils diminuent et tendent vers l'unité à la sixième ou septième mue. La croissance est donc forte aux trois premières mues. Ce sont le plus souvent le mucron (pour les espèces à mucron allongé), l'épine anale (pour celles à épines anales allongées), la longueur th + abd et parfois la griffe qui ont les taux généraux d'accroissement les plus élevés ; la tête et les cornéules ont les plus bas. La valeur moyenne des taux d'accroissement chez les jeunes (premier au quatrième stades) est de 1,24 (avec 1,3 pour le mucron et l'épine anale et 1,1 pour la tête et les cornéules). On peut considérer ces taux comme constants, la règle de Dyar se vérifiant. Il y a cependant parfois des taux légèrement plus forts à la premiére mue.

La croissance linéaire est discontinue puisqu'elle est conditionnée par des mues. Il y a lieu cependant de séparer les organes bien sclérotinisés où la croissance est limitée à l'exuviation exclusivement de la tête et surtout du thorax et de l'abdomen car ces parties du corps, moins sclérotinisées, plus extensibles, grandissent aussi légèrement entre les mues, ces deux phénoménes de croissance se superposant alors.

Connaissant, pour chaque stade, le nombre de sensilles à l'article antennaire IV, la forme du mamelon génital et sa pilosité, la chétotaxie du prothorax et les dimensions extrêmes et moyennes des organes mesurés à chaque stade, nous pouvons classer un animal dans tel ou tel stade : du premier au cinquiéme ; le sixiéme stade et les suivants étant identiques, la distinction devient alors impossible. Cette méthode nous a permis de mener à bien l'étude des populations dans la partie écologique de notre travail.

Nous n'avons trouvé aucune différence dans le développement postembryonnaire, si ce n'est sa durée, entre les espèces hémiédaphiques et les espéces « cavernicoles ».

V. — CYCLE D'INTERMUE DES ADULTES

Nous savons que les Collemboles muent durant toute leur vie et, en raison de l'importance physiologique de la mue chez les Arthropodes en général, il est intéressant de l'étudier chez les *Hypogastruridae*. Nous envisagerons d'abord l'intermue, intervalle de temps séparant deux mues consécutives, dans les conditions écologiques du biotope de chaque espéce, puis les critères des étapes du cycle d'intermue, enfin les cycles du tube digestif et de l'appareil génital ; le cycle d'intermue est « la série de transformations réalisées dans l'intervalle de temps qui sépare deux mues en ajoutant à cette série la mue qui précéde ou celle qui la suit », d'après Drach (1939).

L'existence de ces mues d'adultes est un caractére primitif que les Collemboles partagent avec les autres Aptérygotes, avec certains Myriapodes, Arachnides et Crustacés. Lors de ces

Source : MNHN, Paris

mues d'adultes, ni la longueur, ni les caractères anatomiques externes ne changent chez les Collemboles.

1) L'INTERMUE DES ADULTES

Cette étude a été poursuivie pendant deux ans. Pour chaque espèce trois séries d'expériences ont été conduites : une sur une centaine d'individus, une sur une vingtaine et une sur cinq adultes isolés. Il n'y a pas de différence sensible due à l'importance de la population, ni de cycle annuel, dans l'intermue.

Typhlogastrura balazuci adulte mue en moyenne tous les 18,5 jours à 10,5 °C (2% de mortalité) : intermue de 16 jours pour 9 %, de 17 jours pour 20%, de 18 jours pour 41%, de 19 jours pour 10%, de 20 jours pour 8%, de 21 jours pour 4%, de 22 jours pour 2%, de 23 jours pour 4% et de 24 jours pour 2% des individus.

Schaefferia coeca adulte mue à 9 °C tous les 16 à 25 jours, en moyenne tous les 20 jours (4% de mortalité). L'intermue chez *S. willemi* à 9 °C dure de 15 à 24 jours, en moyenne 19 jours (5% de mortalité) ; celui de *S. decemoculata* est en moyenne de 17 jours à 9 °C (5% de mortalité) ; celui de *S. pouadensis* de 16 jours à 12 °C (8% de mortalité) et celui de *S. quadrioculata* de 15 jours à 12 °C (7% de mortalité).

Ceratophysella bengtssoni adulte mue en moyenne tous les 10 jours à 10,5 °C (4% de mortalité) : 2% au bout de 6 jours, 8% de 7 jours, 10% de 8 jours, 24% de 9 jours, 26% de 10 jours, 13% de 11 jours, 8% de 12 jours et 9% de 13 jours. L'intermue moyen à 10,5 °C chez *C. engadinensis* est de 12 jours pour la population de la grotte de la Carrière de Riverenert et de 11 jours pour celle de la grotte de Moulis ; elle est de 13 jours pour *C. denticulata* à 10,5 °C et de 11 jours pour *C. armata* à la même température.

Mesachorutes quadriocellatus adulte mue en moyenne tous les 20 jours à 9 °C (7% de mortalité) ; *Mesogastrura ojcoviensis* tous les 15 jours à 10,5 °C (6% de mortalité) et *M. libyca* tous les 13 jours à 10,5 °C.

Hypogastrura purpurescens adulte mue en moyenne tous les 15 jours à 10,5 °C (8% de mortalité).

Acherontiella variabilis adulte mue en moyenne tous les 24 jours à 10,5 °C (8% de mortalité).

Durant sa vie adulte, un *T. balazuci*, un *C. bengtssoni* ou un *C. armata* peut muer jusqu'à une trentaine de fois environ, un *S. coeca* ou un *S. willemi*, un *M. ojcoviensis* ou un *M. quadriocellatus* jusqu'à vingt-cinq fois. Pour toutes les espèces, la variation individuelle et l'intermue augmentent légèrement (de un à trois jours) quand les animaux sont plus âgés.

Les espèces hémiédaphiques ont des intermues plus courts que les espèces « cavernicoles » ou guanobies.

2) DESCRIPTION DE L'EXUVIATION

L'exuviation dure de 20 à 30 minutes chez *C. bengtssoni*, 30 à 45 minutes chez *S. coeca* et *T. balazuci*.

Dans la période pré-exuviale ou de préparation à la mue, les activités motrices sont arrêtées, l'animal est totalement immobile sauf quelques mouvements des antennes qui se tiennent parallèles entre elles et bien tendues. La nouvelle cuticule est déjà formée. L'ancienne cuticule se décolle et se tend, l'animal a une allure « boursouflée » et une teinte blanchâtre. Le corps s'arc-boute dorsalement, sternites distendus, les antennes adhérant au substrat humide ; une déchirure médio-dorsale se produit au niveau de la capsule céphalique et progresse peu à peu vers l'arrière, sous l'action de contractions et d'extensions alternées du corps de l'animal toujours arc-bouté, découvrant la tête, le thorax puis l'abdomen. L'exuvie tombe et gît sous son corps, retenue seulement par les antennes toujours collées au substrat. L'animal exerce des tractions sur celles-ci et se libère totalement ; à la fin il se repose parfois quelques minutes sur le flanc et toujours une quinzaine de minutes sur ses pattes. Puis les antennes s'écartent et bougent, l'animal s'étend et marche. Parfois l'exuvie reste attachée dans la région des épines anales à l'animal. Elle n'est jamais ingérée.

Source : MNHN, Paris

3) CRITÈRES DES ÉTAPES DU CYCLE D'INTERMUE

Au cours de l'intermue, les Arthropodes subissent des transformations physiologiques et anatomiques. Drach (1939, 1944) chez les Crustacés, Juberthie-Jupeau (1963) chez les Symphyles ont déterminé plusieurs étapes au cours de ces transformations. En considérant aussi l'alimentation des Collemboles, on peut diviser le cycle d'intermue en trois étapes et subdiviser de nouveau la première et la dernière étapes en examinant des caractères anatomiques.

a) Division de l'intermue en 3 étapes d'après l'alimentation

Les Collemboles, comme les autres Arthropodes, mangent d'une façon discontinue : cela est bien visible en élevage quand on leur donne comme seule nourriture de la levure de boulanger séchée et teintée en vert par des colorants employés en diététique. Cette levure, ingérée par les animaux, est parfaitement visible tout le long de leur tube digestif et nous permet de savoir s'ils ont mangé ou non. Dans les élevages, il est facile de constater d'une part, l'existence des périodes de jeûne succédant à des périodes d'alimentation, d'autre part, le fait que les individus en train de muer ont un tube digestif vide. Pour plus de précisions, nous avons fait des expériences sur 10 à 20 individus de chaque espèce, élevés isolément avec, pour seule nourriture, de la levure colorée. Nos résultats sont résumés dans le tableau suivant :

DURÉE DES PÉRIODES DE JEÛNE ET D'ALIMENTATION

	Typhlogastrura balazuci	*Schaefferia coeca*, *S. willemi*	*Ceratophysella engadinensis*
Jeûne après la mue	1 jour (de 12 à 48 h)	1 jour (de 12 à 48 h)	1 jour (de 12 à 30 h)
Période d'alimentation	11,5 jours (de 9 à 16 j)	11 jours (de 9 à 15 j)	7 jours (de 5 à 10 j)
Jeûne avant la mue suivante	6 jours (de 5 à 7 j)	6 jours (de 4 à 7 j)	4 jours (de 3 à 6 j)

Chaque intermue se subdivise donc en une première période de jeûne juste après l'exuviation (durant de 12 à 48 heures, en général un jour), en une période d'alimentation au milieu de l'intermue (occupant 60% de celui-ci) et en une seconde période de jeûne (de 3 à 7 jours) avant l'exuviation suivante, signe de transformations anatomiques, telle la dégénérescence du mésentéron et son remplacement comme nous le verrons au chapitre suivant.

Notons qu'à la naissance, dans le mésentéron, se trouve encore souvent du vitellus. Le jeune le digère puis commence son alimentation normale.

b) Subdivision en 2 phases de la 1re étape de jeûne

Ces deux phases s'établissent d'après l'épaisseur de la cuticule ; en effet, juste aprés l'exuviation, son épaississement est très rapide : cette première phase dure deux heures environ ; ensuite il se ralentit, la cuticule n'épaississant que trés légèrement : cette 2e phase dure 24 heures environ.

Source : MNHN, Paris

c) Subdivision en 2 phases de la 2e étape de jeûne

Elle s'établit par l'apparition de la nouvelle cuticule sous l'ancienne. La 1re phase dure en moyenne 4 à 5 jours chez *T. balazuci* et les *Schaefferia* et 3 jours chez les *Ceratophysella* : le nouveau tégument n'est pas visible et les modifications anatomiques se situent au niveau du mésentéron. La 2e phase dure respectivement 1 à 2 jours et 24 à 36 heures avant l'exuviation suivante : se forme alors une nouvelle cuticule bien visible au niveau des antennes, des cornéules, des pattes et surtout des griffes, de la furca, des épines anales et des différents poils du corps. Pour étudier le moment d'apparition de la nouvelle cuticule, nous avons prélevé à diverses périodes, sur plusieurs animaux, une patte et l'avons examinée au microscope (Fig. 13) : la nouvelle griffe et l'empodium apparaissent puis prennent peu à peu leur forme définitive juste en dessous de l'ancienne griffe.

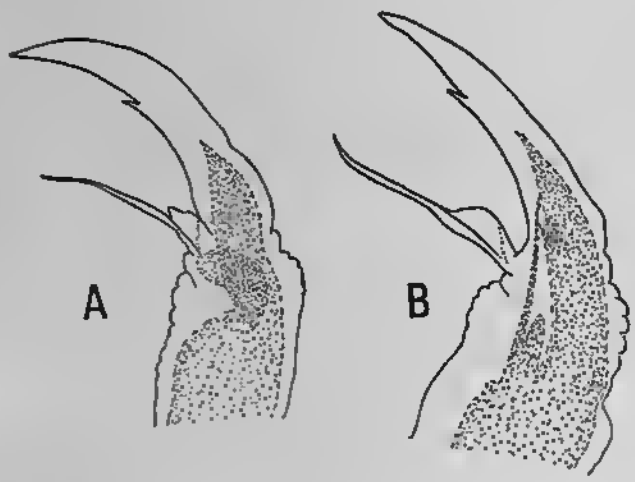


Fig. 13. — *Typhlogastrura balazuci* : Formation d'une nouvelle griffe avant l'exuviation : a) début ; b) juste avant l'exuviation (× 250).

d) Conclusions

La première période de jeûne correspondrait aux périodes A et B de jeûne obligatoire des Crustacés Décapodes (Drach, 1939, 1944), la période d'alimentation à la période C et la deuxième période de jeûne avant l'exuviation à la période D de jeûne obligatoire. Cette subdivision de l'intermue est conforme à celles des Diplopodes (Saudray, 1961) et des Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1960, 1963).

4) CYCLE DU TUBE DIGESTIF LORS DE L'INTERMUE

L'anatomie du tube digestif de certaines espèces de Collemboles épigés a été décrite, entre autres, par Tullberg (1872), Sommer (1885), Fernald (1890), Willem (1900), Boelitz (1933) et, au microscope électronique, par Dallai (1966).

La mise en évidence d'un rythme alimentaire lors des intermues de ces animaux nous incite à déterminer ses relations avec l'anatomie du tube digestif. Sommer (1885), Prowasek (1900), Folsom et Welles (1906), puis Boelitz (1933) et Jura (1957) ont noté l'existence d'une régénération de l'épithélium du mésentéron chez des *Isotomidae*, des *Entomobryidae* épigés, chez *Podura aquatica* (*Poduridae*) et *Tetrodontophora bielanensis* (*Onychiuridae*), mais sans suivre

Source : MNHN, Paris

chronologiquement ce processus. Boelitz nota le premier l'existence de cellules de régénération isolées tout le long de la base des cellules épithéliales du mésentéron.

Nous avons étudié des animaux fixés juste après leur mue, puis 2, 4, 8, 12 heures, 1, 2, 4, 8, 12, 14, 15, 16, 17, 18 et 19 jours après, ceci pour 80 adultes de *T. balazuci* et 30 de *S. coeca* qui muent tous les 18,5 jours en moyenne à 10,5 °C. Pour *C. bengtssoni* et *C. engadinensis* (20 adultes de chaque), muant respectivement tous les 10 et 12 jours en moyenne à 10,5 °C, nous avons étudié des animaux fixés juste après leur mue, puis 12 heures, 1, 4, 8, 9, 10, 11, 12 et 13 jours après. Nous avons aussi fixé une dizaine de jeunes de ces espèces (2e au 4e stades) 12 et 24 heures après leur mue.

a) Etude anatomique du tube digestif de Typhlogastrura balazuci

Le tube digestif de *T. balazuci* est constitué, comme chez tous les autres Collemboles, par un tube axial divisé, de la bouche à l'anus, en trois parties : le stomodeum ou intestin antérieur, le mésentéron ou intestin moyen et le proctodeum ou intestin postérieur.

α) Le stomodeum

D'origine ectodermique, long de 300 à 400 μ (∅ : 12 à 18 μ), il comprend le pharynx et l'œsophage. Le pharynx est incurvé dans la tête ; l'œsophage est rectiligne et se termine par la valvule stomodéale (ou cardiaque) au niveau de la limite pro-mésothoracique. Le stomodeum présente 4 plis longitudinaux ; il est formé par une couche de cellules allongées à noyau aplati dans le pharynx et par une couche de cellules cubiques (6 à 8 μ d'épaisseur) à gros noyau basal et granuleux (∅ : 4 μ) et cytoplasme homogène dans l'œsophage. Les limites cellulaires ne sont pas visibles ; comme le pensaient Sommer et Boelitz et le confirme Dallai dans son étude au microscope électronique, nous aurions là un syncytium. La membrane basale semble absente. Tout autour se trouvant une couche de muscles circulaires (1 à 2 μ d'épaisseur), Dallai admet l'existence d'un syncytium myo-épithélial. Nos observations ne nous permettent pas de trancher pour les quatre espèces étudiées ici. Autour du pharynx, des faisceaux de muscles longitudinaux complètent ce système. La lumière du stomodeum, en coupe transversale, a une forme en X ; elle est étroite et limitée par une mince couche de chitine (l'intima : 0,5 μ d'épaisseur). La valvule stomodéale s'invagine dans la lumière du mésentéron et la couche de chitine se continue sur le feuillet réfléchi et s'épaissit à la limite avec le mésentéron (Fig. 14, A).

β) Le mésentéron

D'origine mésodermique, il est cylindrique et s'étend sur 800 à 1 400 μ (en moyenne : 1 100 μ) jusqu'à la valvule pylorique située au milieu du 4e segment abdominal. Son diamètre varie de 40 à 200 μ selon la période du cycle ainsi que sa structure histologique qui sera étudiée au paragraphe suivant.

γ) Le proctodeum

D'origine ectodermique, ce tube cylindrique (L : 150 à 250 μ ; ∅ : 30 à 60 μ) s'étend de la valvule pylorique à l'anus. Il présente 6 plis longitudinaux et est formé par une couche de hautes cellules (16 sur 8 μ) à gros noyau granuleux généralement apical (∅ : 6 μ), à cytoplasme homogène et membranes cellulaires minces. Autour de la membrane basale (0,1 μ d'épaisseur) se trouve une couche assez épaisse (4 μ) de muscles circulaires complétée par quelques faisceaux de muscles longitudinaux. La lumière est étroite et limitée par une mince couche de chitine (0,3 μ) ; au niveau de la valvule pylorique, la couche chitineuse s'épaissit en un anneau à surface granuleuse (Fig. 14, B).

Source : MNHN, Paris

b) Evolution histologique du tube digestif de Typhlogastrura balazuci lors du cycle d'intermua

α) Evolution du stomodeum et du proctodeum

La couche chitineuse bordant la lumière est rejetée avec l'exuvie et renouvelée juste avant la mue. Le stomodeum et le proctodenm ne subissent pas d'autre modification.

β) Evolution du mésentéron (Fig. 14, E)

Le mésentéron subit, lui, de grandes modifications ; on peut déterminer quatre périodes dans cette évolution :

— pendant 24 heures après la mue en moyenne, l'ancien mésentéron dégénéré est encore présent dans la lumière du nonveau, mais ne tarde pas à être expulsé ; l'animal ne s'alimente ni ne mange sa propre exnvie qui a toujours été retrouvée intacte ;

— du 2e au 12e jour après la mue environ, le mésentéron est fonctionnel, l'animal s'alimente ;

— du 13e au 16e jonr environ, l'épithélinm dégénère du côté de la lumière et un nouvel épithélinm se forme basalement ;

— vers le 16e jour, les denx conches cellulaires se séparent et, jusqu'à l'exuviation suivante, le nouveau mésentéron se différencie pour devenir fonctionnel alors que l'ancien dégénère dans la lumière intestinale.

Nous commenrerons la description du mésentéron au moment de la seconde période, relle de l'alimentation (du 2e au 12e jonr après Ja mue en général). L'épithélinm, alors fonctionnel (Fig. 14, A), est constitné de cellules prismatiques (9 μ de haut sur 12 μ de large) à cytoplasme granuleux et gros noyau central aplati (3 sur 7 μ), dont le nucléole est volumineux et parfois double, la chromatine abondante sous forme de petits grains ; ces cellules sont parfois parasitées par des Grégarines. Le platean strié (microvillosités) est hien développé (1,5 μ de haut). L'épaisseur de ret épithélium varie donc de 9 à 12 μ en général. Il est toujours un peu plus épais dans les régions proches des valvules stomodéale et pylorique. Dans la lnmière intestinale, nous trouvons de la levure à l'intérieur d'une mince membrane qui représente vraisemhlahlement une membrane péritrophique. Près de la membrane hasale (0,25 μ d'épaisseur) se trouvent çà et là de petites cellules à cytoplasme réduit et à noyau foncé (1 à 1,5 μ de ∅) : ce sont les « *cellules de remplacement* ». Sur la face externe de la membrane hasale, tous les 15 à 30 μ environ, se tronvent de petites handes de muscles circulaires.

Vers le 7e on 8e jour après la mue, les cellnles basales de remplacement, dont le cytoplasme est plus dense et granuleux basalement, grossissent et se divisent. Ces divisions commencent par la région des valvules pyloriqne et stomodéale. Les cellules principales s'accroissent en hauteur jnsqu'à 18 à 22 μ vers le 12e jour et leur noyau est repoussé vers l'apex (Fig. 14, B). Vers cette époque, l'alimentation cesse et le tube digestif se vide.

Du 13e an 16e jour après la mne, la dégénérescence de la zone apicale (10 à 25 μ de haut) commence ; les noyaux se pycnosent, les cytoplasmes deviennent vacuolaires et se lysent, les membranes se plissent, puis le plateau strié s'altère. Les cellules hasales (10 μ de haut) deviennent très actives, élaborent nne sécrétion abondante et repoussent les cellules apicales dégénérées dans la lnmière intestinale ; leur noyan est volumineux, arrondi (5 μ de ∅) avec un nucléole très gros ; lenr cytoplasme est réduit (Fig. 14, C).

Finalement, vers le 16e jour après la mue, soit 2 jonrs environ avant la mue suivante, la région apicale (8 à 16 μ de haut) se détache de la région hasale (16 à 20 μ de haut) et leur épaisseur commenre à décroître (Fig. 14, D). Les Grégarines parasitaires de l'ancien épithélium sont entrainées, avec ce dernier, dans la lumière du tube digestif : la mue s'avère constituer ici un moyen de lutte contre les endoparasites. Durant le 1er jour après la mue (12 à 36 h, en général 24 h), le nonvel épithélium continne à diminner de hauteur (de 20 à 12 μ) et ses noyaux de taille. Il existe déjà ça et là quelqnes noyaux de remplacement à la hase des cellules. Le nonveau mésentéron est fonctionnel un jour après la mne et l'animal se nourrit alors.

Source : MNHN, Paris

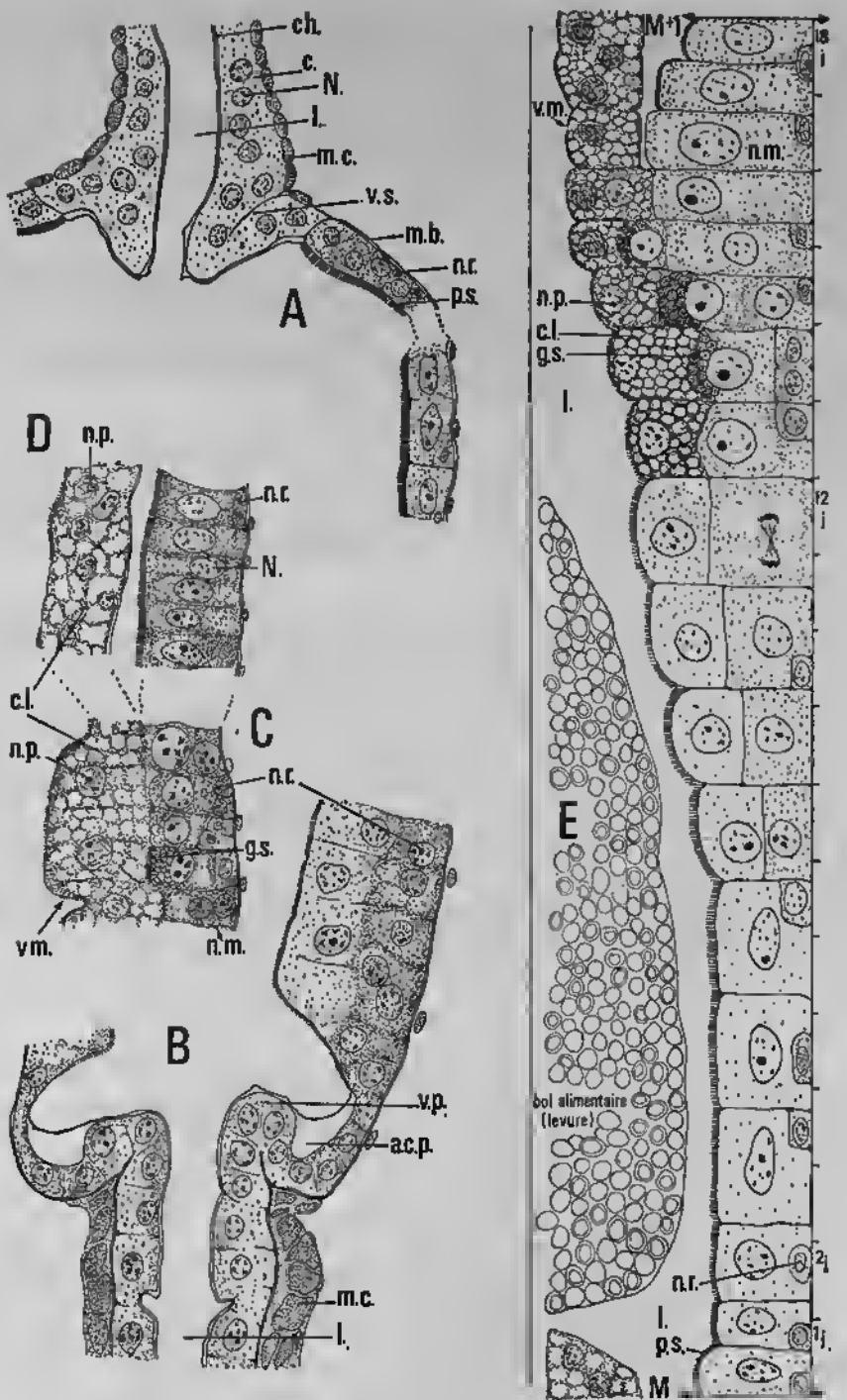


Fig. 14. — *Typhlogastrura balazuci* : Cycle du tube digestif lors de l'intermue. A) Stomodeum et mésentéron fonctionnels ; B) Proctodeum fonctionnel et mésentéron en début de dégénérescence ; C) Mésentéron en fin de dégénérescence ; D) L'ancien mésentéron dégénéré rejeté dans la lumière intestinale et le nouveau mésentéron non encore fonctionnel (les 4 figures : × 937) ; E) Schéma du cycle du mésentéron lors de l'intermue.

Légende commune : a.c.p : anneau de chitine du pylore ; c : cytoplasme ; ch : chitine ; c.l : cytoplasme se lysant ; g.s : grain de secrétion ; l : lumière ; M : Mue ; m.b : membrane basale ; m.c : muscle circulaire ; N : noyau ; n.m : nouveau mésentéron ; n.p : noyau pycnosé ; n.r : noyau d'une cellule de remplacement ; p.s : plateau strié ; v.m : vieux mésentéron ; v.p : valvule pylorique ; v.s : valvule stomodéale.

Source : MNHN, Paris

c) Evolution histologique du tube digestif de Schaefferia coeca lors du cycle d'intermue

L'anatomie du tube digestif et ses variations au cours du cycle d'intermue sont identiques à ceux de *T. balazuci* mais, la taille de *S. coeca* étant moindre, les dimensions sont ici plus petites : longueur du stomodeum de 200 à 300 µ (⌀ : 10 à 16 µ), celle du mésentéron de 800 à 1 200 µ (⌀ : 30 à 160 µ selon la période du cycle) et celle du proctodeum de 140 à 220 µ (⌀ : 20 à 40 µ). Ce sont les seules différences.

d) Evolution histologique du tube digestif de Ceratophysella engadinensis et de C. bengtssoni lors du cycle d'intermue

L'anatomie et l'évolution du tube digestif au cours du cycle d'intermue sont les mêmes pour ces deux espèces hémiédaphiques.

L'anatomie du stomodeum, du mésentéron et du proctodeum est identique à celle de *T. balazuci*, ainsi que le cycle du tube digestif lors de l'intermue : seules diffèrent, d'une part, les dimensions : leur longueur est respectivement de 120 à 180 µ, de 600 à 900 µ et de 100 à 160 µ et leur diamètre de 8 à 12, de 20 à 120 selon la période du cycle et de 18 à 30 µ, et d'autre part, la durée des différentes périodes : les données numériques qui suivent correspondent à celles de *C. engadinensis*.

C. engadinensis a un mésentéron fonctionnel dès 12 à 24 heures après la mue (en moyenne : 18 heures). L'épithélium est alors haut de 8 à 12 µ avec de gros noyaux aplatis (5 sur 8 µ) à nucléole volumineux. Le plateau strié a 1 µ d'épaisseur. Ça et là, contre la membrane basale, se trouvent quelques « *cellules de remplacement* » à gros noyau et à cytoplasme réduit.

Vers le 6e ou 7e jour après la mue se produit la division des cellules de remplacement, puis la poussée vers l'apex des noyaux de l'épithélium et l'épaississement de ce dernier qui passera de 8 à 12 µ jusqu'à 16 à 20 µ le 9e jour. L'alimentation cesse, le tube digestif se vide.

Vers les 10e et 11e jours environ, l'épithélium apical dégénère (8 à 16 µ de haut). Vers le 11e ou 12e jour, il se détache du nouvel épithélium basal (14 à 18 µ de haut) qui va diminuer de hauteur et devenir fonctionnel 12 à 24 heures après la mue. Celle-ci survient vers le 12e jour après la mue précédente. Il existe toujours ça et là de petites cellules de remplacement dans l'épithélium contre la membrane basale.

e) Conclusions

Chez les Arthropodes, la régénération du mésentéron est un phénomène général (Ziegler et vom Rath, 1891). Elle se produit parfois durant toute la vie larvaire chez certains Insectes ou durant la vie imaginale chez d'autres (Wigglesworth, 1965). Chez les Collemboles c'est un phénomène périodique qui se produit alors tout au long de la vie, *en relation avec le phénomène de mue* comme chez les Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1963) et chez *Polydesmus* (vom Rath, 1890). C'est un *phénomène excréteur* que l'on doit relier chez les Collemboles à l'absence de tube de Malpighi ; Feustel (1958) par des injections de « couleurs électives » montra que l'intestin moyen était l'organe qui participait le plus à l'excrétion et que le vieil épithélium était rempli de petits granules lumineux sur fond noir. Ce renouvellement est en corrélation avec le rythme alimentaire, comme chez les Diplopodes (Saudray, 1961) et chez les Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1963). Chez *Campodea remyi* (Diploures Campodés), l'intestin moyen ne subit pas de régénération complète à chaque intermue ; son cycle d'évolution s'étend sur 4 ou 5 intermues ; par contre, il se produit une régénération partielle, plus ou moins intense, à chaque intermue (Bareth, 1969).

La première période de jeûne correspondrait aux périodes A et B des Crustacés (Drach, 1939), la période d'alimentation à la période C et la deuxième période de jeûne à la période D.

Il n'y a pas ici, comme chez les Symphyles (ainsi que chez les Isopodes et les Amphipodes d'après Ziegler et vom Rath) deux foyers de régénération, ni de « cryptes » comme chez les

Source : MNHN, Paris

Chilopodes, les Carabiques et beaucoup d'autres Coléoptères, ni de groupement en « nids » comme chez les Orthoptères, les Odonates, les Plécoptères (de même que chez les Décapodes dans les « coecums » d'après Léger et Dubosco, 1902) mais des « *cellules de remplacement* » *éparses tout le long du mésentéron* comme chez les Campodés, les Diptères et les chenilles. Ces cellules sont présentes tout au long du cycle ; elles se multiplient à la fin de la période d'alimentation, augmentent de volume et forment un nouveau mésentéron qui repousse l'ancien dans la lumière intestinale d'où il est expulsé peu après.

Les différences rencontrées dans la comparaison du cycle d'intermue du tube digestif des espèces « cavernicoles » et des espèces hémiédaphiques portent uniquement sur *la durée* des différentes périodes du cycle du mésentéron. La période de jeûne suivant la mue est très légèrement plus courte chez les hémiédaphiques (12 à 30 heures à la place de 12 à 48) ; celle d'alimentation est encore plus réduite (7 à 8 jours au lieu de 11), ainsi que celle de jeûne avant la mue, pendant la dégénérescence de l'ancien mésentéron et la formation du nouveau (4 jours contre 6). Ces *différentes durées* sont *proportionnelles* entre elles et à l'intermue respectif de chaque espèce.

Par cette étude nous expliquons pourquoi les Collemboles ont, leur vie durant, alternance régulière de périodes de jeûne succédant à des périodes d'alimentation : en effet, ils cessent de se nourrir quand l'épithélium du mésentéron commence à dégénérer, jusqu'à ce que le nouvel épithélium soit fonctionnel, c'est-à-dire un jour après l'exuviation en général. Le déterminisme de ce phénomène est certainement d'origine endocrine.

5) CYCLE DE L'APPAREIL GÉNITAL LORS DE L'INTERMUE

Sur ces animaux qui muent toute leur vie, il est intéressant de savoir s'il existe des relations entre le cycle d'intermue et la maturation des produits sexuels.

Chez les Crustacés femelles, il semble établi que la phase de vitellogenèse allonge l'intermue ; pour les mâles rien de comparable n'a été trouvé ; en effet, alors que le fonctionnement ovarien discontinu se fait par « poussées » successives qui aboutissent à des pontes séparées dans le temps, les vésicules séminales des mâles sont toujours pourvues de spermatozoïdes (Fage, 1935). Les rapports entre le fonctionnement ovarien et la mue sont les mêmes chez les Symphyles femelles (Juberthie-Jupeau, 1963) ; chez les mâles, l'émission des spermatophores n'a lieu que durant une période limitée dans chaque intermue. Il en est de même chez les Campodés (Bareth, 1964). D'après Bitsch (1967), chez les Machilides femelles, la ponte se place toujours dans la seconde moitié de l'intermue.

a) Fonctionnement ovarien lors de l'intermue

Nous avons vu, au chapitre de la reproduction, que la ponte se déroulait entre le 4e et le 14e jour de l'intermue (en général le 10e) chez *Typhlogastrura balazuci* et *Schaefferia coeca* et entre le 2e et le 9e (en général le 7e) chez *Ceratophysella engadinensis* et *C. bengtssoni*. Il n'y a qu'une ponte par intermue et les femelles ne pondent pas à chaque intermue. La ponte a donc lieu lorsque le tube digestif est fonctionnel ou au début de sa dégénérescence, c'est-à-dire lorsque l'animal se nourrit encore ou au début de sa deuxième période de jeûne.

Pendant tous les intermues, on peut observer des ovogonies dans le germarium, ainsi que la formation des ovocytes, dont les noyaux subissent les phénoménes préméiotiques (et des trophocytes ?). Des ovocytes (120 par ovaire en général, soit 10% environ chez *T. balazuci* et 40% chez les *Ceratophysella*) entrent ensuite dans la *phase de prévitellogenèse* durant au moins 15 jours, parfois plus chez *T. balazuci*. A la mue, les ovaires peuvent donc contenir aussi des ovocytes en prévitellogenèse. Ensuite le dépôt de vitellus se fait dans certains de ces ovocytes : c'est la *phase de vitellogenèse* qui commence, soit à la fin de l'intermue (1 ou 2 jours avant la mue), soit au début du suivant (1 à 2 jours après la mue) ; elle se termine respectivement soit vers le 6e jour de l'intermue suivant, soit vers le 12e : les ovocytes sont alors prêts à être pondus.

Source : MNHN, Paris

Un certain nombre d'ovocytes en vitellogenèse sont parfois résorbés. La ponte suit en général, mais pas toujours et on trouve de grosses femelles bourrées d'œufs qui ne pondent pas. Ces œufs sont alors résorbés ou, plus rarement, les femelles meurent peu avant de muer. Parfois aussi, les œufs ne sont pondus que lors de l'intermue suivant.

Les femelles âgées sont encore actives sexuellement ; il n'y a pas d'arrêt dans l'ovogenèse, mais les ovocytes résorbés sont plus nombreux et les pontes plus espacées.

Les intermues pendant lesquels la vitellogenèse se produit sont plus longs de 3 à 5 jours environ (chez *T. balazuci* 22 jours en moyenne contre 18,5 jours).

Il existe donc des relations entre le fonctionnement de l'ovaire et le cycle d'intermue. A la mue, les ovocytes sont, soit en prévitellogenèse, soit en début de vitellogenèse ; celle-ci se poursuit pendant une bonne partie de la période d'alimentation. La ponte a lieu selon le cas pendant cette période ou juste après, alors que le mésentéron commence son renouvellement. Il n'y a qu'une seule vitellogenèse et donc une seule ponte par intermue et souvent cette vitellogenèse se poursuit sur un second intermue.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux trouvés chez les Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1963) et chez certains Crustacés (*Leander serratus* par Drach, 1955). Pour ces animaux aussi, la vitellogenèse allonge le cycle d'intermue, en provoquant sans doute un retard dans le déclenchement des « phénomènes de mue ».

La durée de l'ovogenèse est près de deux fois plus longue chez les « cavernicoles » *T. balazuci* et *S. coeca* que chez les hémiédaphiques *C. bengtssoni* et *C. engadinensis* (graph. 9), cela par l'augmentation de la durée des phases de prévitellogenèse et de vitellogenèse. L'intervalle de temps entre deux pontes est beaucoup plus long chez les espèces cavernicoles (en général 2 mois contre 18 à 32 jours). Rouch (1968) a trouvé le même phénomène chez les Harpacticides (Crustacés Copépodes).

b) Emission des spermatophores lors de l'intermue

Chez les Symphyles mâles (Juberthie-Jupeau, 1963) et chez les Diploures Campodés mâles (Bareth, 1964), l'émission des spermatopbores n'a lieu que durant une période limitée dans chaque intermue.

Chez les *Hypogastruridae* nos résultats sont comparables mais pas encore assez nombreux pour être absolument affirmatifs ; jusqu'à présent ils tendent à prouver que l'émission des spermatophores a toujours lieu vers le milieu de l'intermue, c'est-à-dire pendant la période d'alimentation (entre le 3e et le 13e jour de l'intermue pour *T. balazuci*) et qu'un intermue au moins sépare deux dépôts. Cela concorde avec ce que Poggendorf (1956) et Mayer (1957) ont constaté chez *Orchesella cincta* (*Entomobryidae*) : un intermue au moins sépare chaque émission de spermatophores et l'intermue pendant lequel l'émission se produit est plus long (6 à 7 jours contre 3 à 4 pour l'espèce précitée).

VI. — CONCLUSIONS

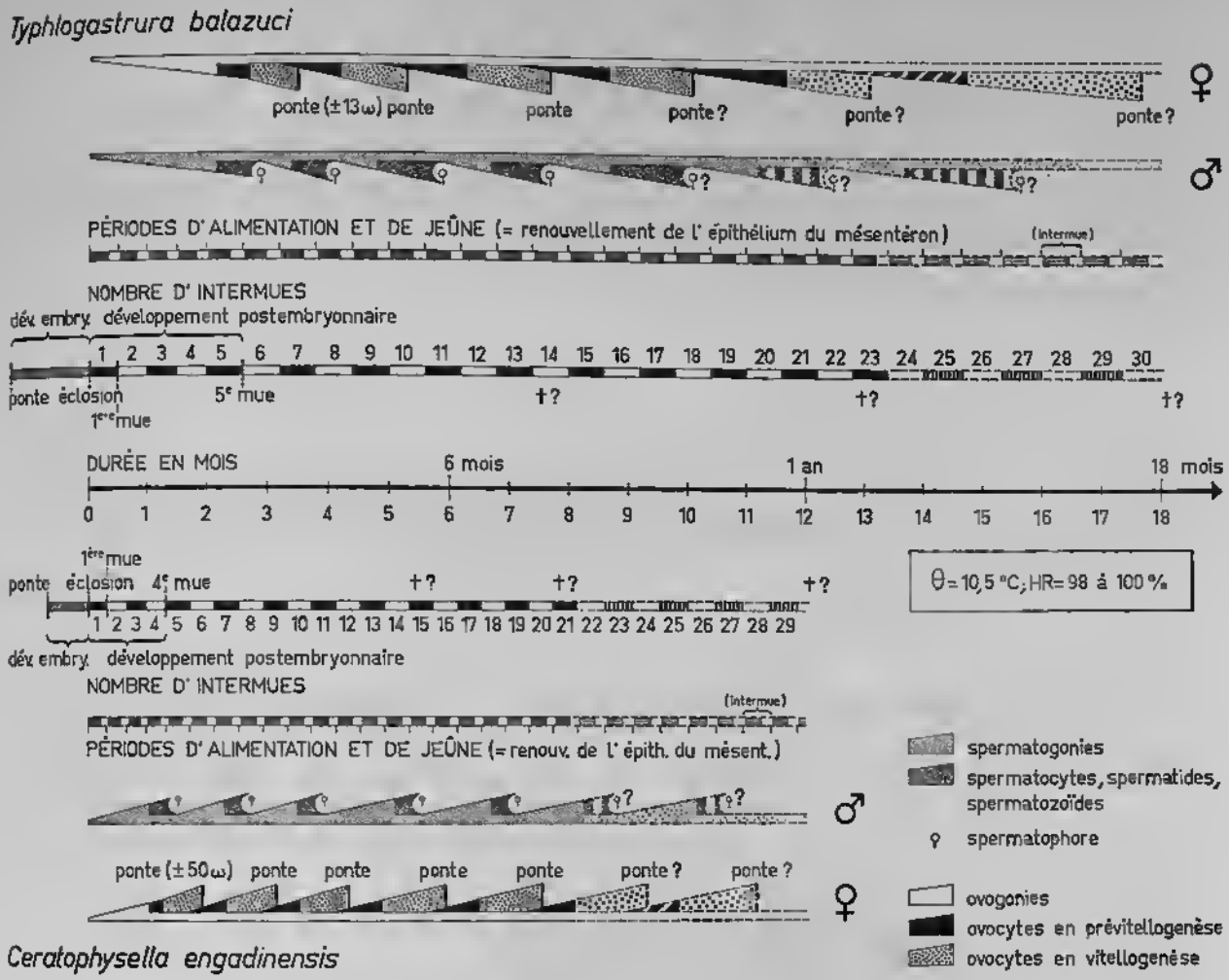
Sur le graphique 9, nous avons établi un parallèle entre la vie d'une espèce troglobie : *Typhlogastrura balazuci* et d'une espèce hémiédaphique : *Ceratophysella engadinensis*, au point de vue *des durées* des développements embryonnaire et postembryonnaire, du nombre des intermues de l'adulte, des périodes d'alimentation et de jeûne, de la spermatogenèse et du dépôt des spermatophores, de l'ovogenèse et de la ponte (ceci à θ : 10,5 °C et H.R. : 98 à 100 %).

En étudiant la biologie de ces espèces, nous constatons que les espèces troglobies (*Typhlogastrura*) et euédaphiques (*Schaefferia*) ont les mêmes processus biologiques que ceux des espèces hémiédaphiques (*Ceratophysella* et *Hypogastrura*) ; les différences entre les deux groupes portent uniquement sur *les durées ;* elles sont plus longues chez les troglobies et les euédaphiques, ainsi :

— leur *longévité* est plus grande (en moyenne : 1 an contre 8 mois),
— leur *cycle vital* plus long (4 à 5 mois contre 2 à 3 mois),
— leur *maturité sexuelle* plus tardive (atteinte à 3 ou 3,5 mois contre 1,5 ou 2 mois),

Source : MNHN, Paris

COMPARAISON DES MOYENNES DE CERTAINES DONNÉES BIOLOGIQUES ENTRE *TYPHLOGASTRURA BALAZUCI* ET *CERATOPHYSELLA ENGADINENSIS*



GRAPHIQUE 9.

— la durée de *l'ovogenèse* près de 2 fois plus longue, cela par l'augmentation de la durée des phases de prévitellogenèse et de vitellogenèse. De plus, bien que le stock d'ovogonies à la naissance soit à peu près le même (30 à 50 environ par ovaire) chez les hémiédaphiques, les euédaphiques et les troglobies, il est par contre 4 fois moindre, à la maturité sexuelle, chez les hémiédaphiques et cela parce que la durée du développement postembryonnaire est deux fois moindre chez ces derniers. Mais, par contre, chez ces mêmes hémiédaphiques, d'une part, un plus grand nombre d'ovocytes (40% contre 10%) subissent la phase de prévitellogenèse, ce qui rétablit à peu près le même nombre d'ovocytes de cette phase (100 à 120), et d'autre part, sur ceux-ci, un plus grand nombre (30% contre 10%) subissent la phase de vitellogenèse : ainsi finalement la ponte des hémiédaphiques est plus abondante.

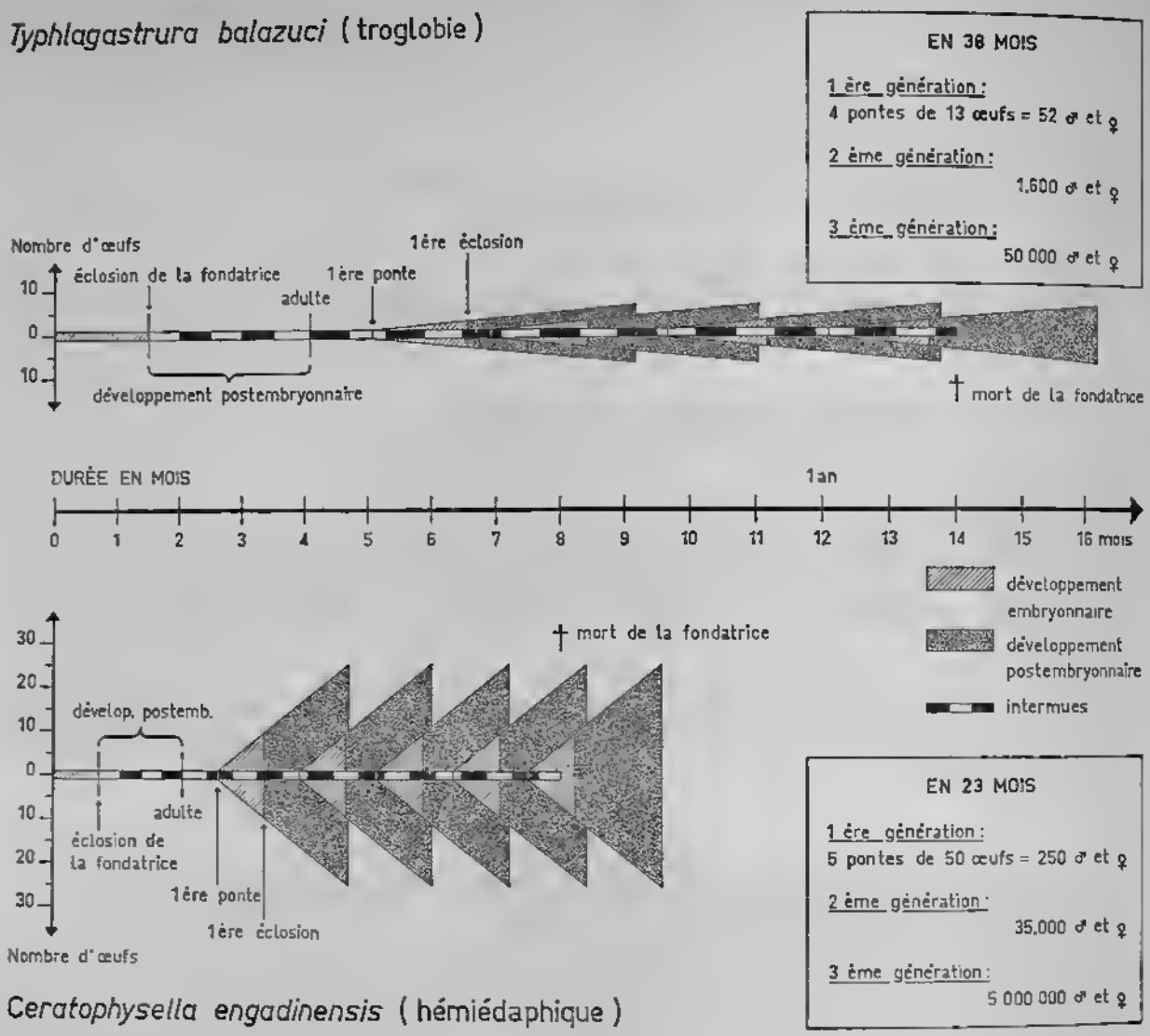
— les *pontes* ou les *dépôts de spermatophores* sont espacés de 1,5 à 2,5 mois chez les « cavernicoles » et de moins de 1 mois chez les hémiédaphiques ; ces derniers pondent, durant leur vie, une ou deux fois de plus que les « cavernicoles », mais leur longévité est plus courte ; ils pondent

Source : MNHN, Paris

de nombreux œufs (40 à 50 par ponte), petits (⌀ : 150 μ à la ponte). Les troglobies et les euédaphiques pondent un nombre d'œufs assez faible (une quinzaine par ponte), mais ceux-ci sont gros (à la ponte, ⌀ : 200 à 260 μ). Le groupe des guanobies : *M. ojcoviensis*, *M. quadriocellatus* et *A. variabilis* est intermédiaire (une vingtaine d'œufs par ponte ; ⌀ : 180 μ).

Dans le graphique 10, nous avons établi un schéma comparatif du cycle de reproduction

SCHÉMA COMPARATIF DU CYCLE DE REPRODUCTION
DE DEUX ESPÈCES D'*HYPOGASTRURIDAE*



GRAPHIQUE 10.

de deux espèces, l'une troglobie : *Typhlogastrura balazuci*, l'autre hémiédaphique : *Ceratophysella engadinensis*. Partant de la ponte d'un œuf donnant naissance à une femelle (la fondatrice), nous avons représenté sur le schéma toutes les pontes que produira cette dernière, avec en ordonnées le nombre moyen d'œufs par ponte, et en abscisses les durées des développements

Source : MNHN, Paris

embryonnaire et postembryonnaire et les intermues. Dans les deux petits encadrés du schéma, nous indiquons le nombre « d'enfants » de la femelle fondatrice (1re génération), puis le nombre de ses « petits-enfants » (2e génération) et enfin celui de ses « arrières-petits-enfants » (3e génération); cela en nous basant sur les chiffres *moyens* de ponte, de sex-ratio et sur des *durées moyennes* de développement. L'espéce troglobie *T. balazuci* aura engendré, à partir d'une femelle, 50 000 descendants en trois ans, alors que l'hémiédaphique *C. engadinensis* en aura engendré 5 000 000 en deux ans seulement. Le schéma et les deux encadrés mettent bien en évidence le ralentissement de la vie et de la productivité des espéces troglobies par rapport à celles des hémiédaphiques. Cependant, ce ralentissement de la productivité des troglobies est moins important si, au lieu du nombre d'œufs, nous tenons compte du *volume* de ceux-ci. Ils sont 4 fois plus gros chez les troglobies, ce qui donne, par ponte, un même *volume* d'œufs pour ces deux catégories. Néanmoins la productivité des hémiédaphiques est plus grande puisqu'ils pondent, plus souvent, un nombre plus élevé d'œufs qui engendrent donc plus d'adultes.

La ponte ou le dépôt des spermatophores se déroule en général au milieu de l'intermue, lorsque le mésentéron est fonctionnel ou au début de sa dégénérescence. Chez les adultes âgés, les pontes sont plus espacées. L'ovogenése et sans doute la spermatogenèse sont en relation avec le cycle d'intermue.

La durée du *développement embryonnaire* est plus longue chez *T. balazuci* et les *Schaefferia* que chez les *Ceratophysella* et les *Hypogastrura;* il en est de même pour celle du *développement postembryonnaire.* Il n'y a pas de différence dans la croissance, tant du point de vue morphologique que chétotaxique ou linéaire, entre les espéces « cavernicoles » et les espéces hémiédaphiques.

L'intermue de l'adulte est aussi plus long chez les « cavernicoles » et les guanobies. En relation avec le phénoméne de mue, le renouvellement du mésentéron se produit tout au long de leur vie. C'est un phénomène excréteur. La prise de nourriture est intermittente : aprés l'exuviation a lieu la premiére période de jeûne, le nouveau mésentéron n'étant pas encore fonctionnel ; ce dernier le devient ensuite et c'est alors la période d'alimentation; enfin, quelques jours avant l'exuviation suivante se déroule la deuxiéme période de jeûne correspondant à la dégénérescence de l'épithélium du mésentéron et au début de la formation d'un nouvel épithélium grâce aux divisions des « cellules de remplacement » éparses le long du mésentéron. Les différences rencontrées, une fois de plus, entre espéces « cavernicoles » et hémiédaphiques portent uniquement sur la *durée* des différentes périodes du cycle du mésentéron (durées proportionnelles à la durée relative du cycle d'intermue).

Ginet (1960) indique la même tendance : *déroulement* des processus biologiques *fondamentalement comparable* chez les Gammariens (Crustacés Amphipodes) des eaux superficielles et chez les *Niphargus* espèce hypogée, mais *différences* primordiales lorsque l'on compare les *durées* de ces processus qui sont beaucoup plus longues chez *Niphargus.*

Cela s'ajoute au faisceau de preuves, rassemblé par Vandel (1964), en faveur du ralentissement général de l'ontogenèse des espèces hypogées. C'est une évolution *régressive* sur le plan physiologique, qu'il s'agisse du développement embryonnaire, du développement postembryonnaire ou de la longévité de l'adulte qui est plus grande.

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU

Après avoir étudié la biologie des *Hypogastruridae* placés dans les conditions microclimatiques de leur biotope d'origine, nous allons voir comment ils réagissent aux variations des facteurs du milieu, spécialement aux variations de température et d'humidité et analyser si les différences trouvées entre espèces hémiédaphiques et « cavernicoles » se confirment. Nous connaîtrons ainsi les températures et humidités optimales pour ces espèces.

La température est l'un des facteurs les plus importants de la répartition des Collemboles. Ripper (1930) a expérimenté sur la résistance de *Hypogastrura manubrialis* (températures limites compatibles avec la vie : de — 10 °C à + 40 °C ; préférendum : de 6 à 23 °C). Strebel (1929 et 1932) a testé l'influence de la température sur *H. purpurescens* (températures limites compatibles avec la vie : — 15 °C à + 40 °C ; optimum : de 3 à 15 °C), MacLagan (1932) sur *Sminthurus viridis*, Nordberg (1936) sur *Xenylla maritima* (de 3 à 48 °C ; préférendum vers 23 °C), *Entomobrya marginata*, *E. nivalis* et *Lepidocyrtus cyaneus* (*Entomobryidae*), espèces vivant dans les nids d'oiseaux. Agrell (1941) compléta ces expériences sur une vingtaine d'espèces en faisant varier la température de 2 °C toutes les 5 minutes : il détermina ainsi la limite de résistance au froid entre — 7 et + 3 °C (dans le cas de *Ceratophysella armata* : entre — 2 et + 2 °C) et celle de résistance à la chaleur entre 34 et 40 °C selon les espèces. Il signala une concordance entre la résistance au froid et le mode de vie et indiqua l'existence de races écologiques. Son étude fut aussi accompagnée d'expériences sur le préférendum thermique de ces animaux. Milne (1960) sur *Tullbergia krausbaueri*, *Onychiurus* sp., *Folsomia candida*, *Isotoma viridis* et *Neanura muscorum*, Mikulski et Wosiak (1960) sur *Hypogastrura manubrialis*, Marshall et McE. Kevan (1962) sur *Folsomia candida*, Sharma et McE. Kevan (1963) sur *Isotoma notabilis*, *Folsomia similis* et *Pseudosinella alba*, Choudhuri (1963) sur des *Onychiurus*, Hale (1965) sur quatorze espèces dont *C. denticulata*, étudièrent aussi l'action de la température.

En général, les Collemboles deviennent inactifs entre — 4 et + 4 °C, vivent dans de bonnes conditions entre 6 et 12 °C et meurent entre 34 et 40 °C (Christiansen, 1964).

L'humidité est aussi un facteur très important. C'est Davenport (1903) qui montra l'influence de l'humidité du sol, variant avec le flux et le reflux de la mer, sur la répartition des Collemboles de la zone des marées. Davies (1928) fit le premier des expériences sur l'action de différentes humidités relatives de l'air sur les Collemboles. Nordberg (1936) établit des préférendums hygrométriques, ainsi que Ripper (1930 ; *H. manubrialis* meurt rapidement à H.R. : 55-60 %), Strebel (1929 et 1932 ; *H. purpurescens* résiste 3 heures à H.R. : 52-55 % et à θ : 21 °C) et MacLagan (1932). Agrell (1941) étudia le rôle de l'humidité du sol sur la répartition des espèces et les optimums hydriques (*Xenylla brevicauda* : 0 à 10 % d'eau dans le sol, *Ceratophysella armata* : de 30 à 40 % et de 60 à 70 %, *Sminthurides schoetti* : de 80 à 100 %). *C. armata* résisterait une heure à H.R. : 55-62 %, pour θ : 19 à 21 °C. Tous ces résultats portant sur l'humidité relative et les préférendums sont à considérer avec prudence à cause de la marge d'erreur des appareils de mesure de l'humidité relative à ces époques. Mayer (1957) sur *Onychiurus armatus*, *Dicyrtomina minuta*, *Tomocerus vulgaris* et *Orchesella villosa* et Choudhuri (1963) sur des *Onychiurus* firent des expériences similaires. En général, l'*humidité relative* de l'air ambiant doit être au moins de 90 % pour assurer la survie des Collemboles ; quant aux données sur l'action de l'*humidité du sol* elles sont contradictoires (Christiansen, 1964). De plus, sans une connaissance précise de la nature du substrat et en l'absence de données sur les énergies

Source : MNHN, Paris

de liaison entre l'eau et la matière solide, il est impossible de se faire une idée de l'importance du déficit hydrique et de comparer les valeurs d'humidité entre elles.

En n'ignorant pas ces notions fondamentales, les études de VANNIER (1967) sur ces problèmes l'ont conduit à énoncer clairement le concept de disponibilité en eau : les Collemboles en général ne sont affectés par le dessèchement du sol qu'à partir d'un certain seuil du taux d'humidité et ce seuil est le plus souvent situé au-dessous du point de flétrissement permanent (pF : 4,2). Le déficit en eau correspondant n'est pratiquement jamais atteint dans les forêts de nos régions. Ce seuil critique témoigne de la force de rétention que la matière solide exerce sur l'eau et que les animaux ne peuvent plus vaincre. La teneur en eau correspondant à ce seuil critique varie grandement selon le type de sol considéré : ainsi à pF 4,2 dans du guano, 141 % d'eau sont retenus par la matière sèche contre 24 % seulement dans un sol brun calcaire ; dans les deux cas, les animaux doivent exercer une force de succion de 15,8 kg/cm² pour arracher les molécules d'eau.

Il ne faut pas oublier que des Collemboles se trouvant dans un sol en voie de dessèchement, restent pendant la plus grande partie de la dessiccation dans une atmosphère saturée en vapeur d'eau. Ce n'est que lorsque le point d'hygroscopie maximale est dépassé, que l'humidité relative de l'air des micro-galeries du sol rejoint celle de l'air extérieur (VANNIER et THIBAUD, 1968).

I. — ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

1) ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

La température est un des principaux facteurs écologiques ; elle agit sur la physiologie des espèces mais aussi, d'une manière indirecte, sur les autres facteurs écologiques.

Pour chaque espèce, tant pour les œufs que pour les jeunes et les adultes, nous avons cherché les températures limites de survie, appelées *températures léthales* (inférieure et supérieure). Entre ces températures existe une zone favorable à la vie, à l'intérieur de laquelle se trouve une zone d'*optimum thermique* (global ou absolu). Ces expériences furent poursuivies en humidité saturée.

a) Température léthale inférieure

A 0 °C, les œufs éclosent mais leur développement est très ralenti : il dure de 4 à 10 mois selon les espèces ; il y a une grande variabilité individuelle et la mortalité est assez forte (de 40 à 60 %).

De — 2 à — 5 °C, la moitié environ des œufs se conservent bien pendant des mois, mais nous n'avons jamais obtenu d'éclosion. Ces œufs, placés ensuite à 11 °C éclosent rapidement. L'autre moitié se flétrit et meurt.

A — 10 °C, les œufs n'éclosent jamais, même quand nous les plaçons à + 11 °C, car ils meurent assez rapidement.

La température léthale inférieure est voisine de — 4 °C. Elle est de 0 à — 1 °C si l'on choisit comme critère l'éclosion des œufs.

b) Température léthale supérieure

Elle se situe vers 28 °C pour les 4 espèces du genre *Ceratophysella*, vers 27 °C pour *M. ojcoviensis* et *H. purpurescens*, vers 26 °C pour *M. quadriocellatus*, vers 23 °C pour *A. variabilis*, vers 21 °C pour les *Schaefferia* et *T. balazuci*.

Source : MNHN, Paris

c) Durée moyenne du développement des œufs placés à différentes températures constantes

Nous avons mis dans les huit casiers du polythermostat des flacons contenant une cinquantaine d'œufs en général par espèce étudiée. Le tableau suivant représente les variations de la *durée moyenne* en jours en fonction de la température :

DURÉES MOYENNES EN JOURS DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE ET K (« THERMAL CONSTANT »)

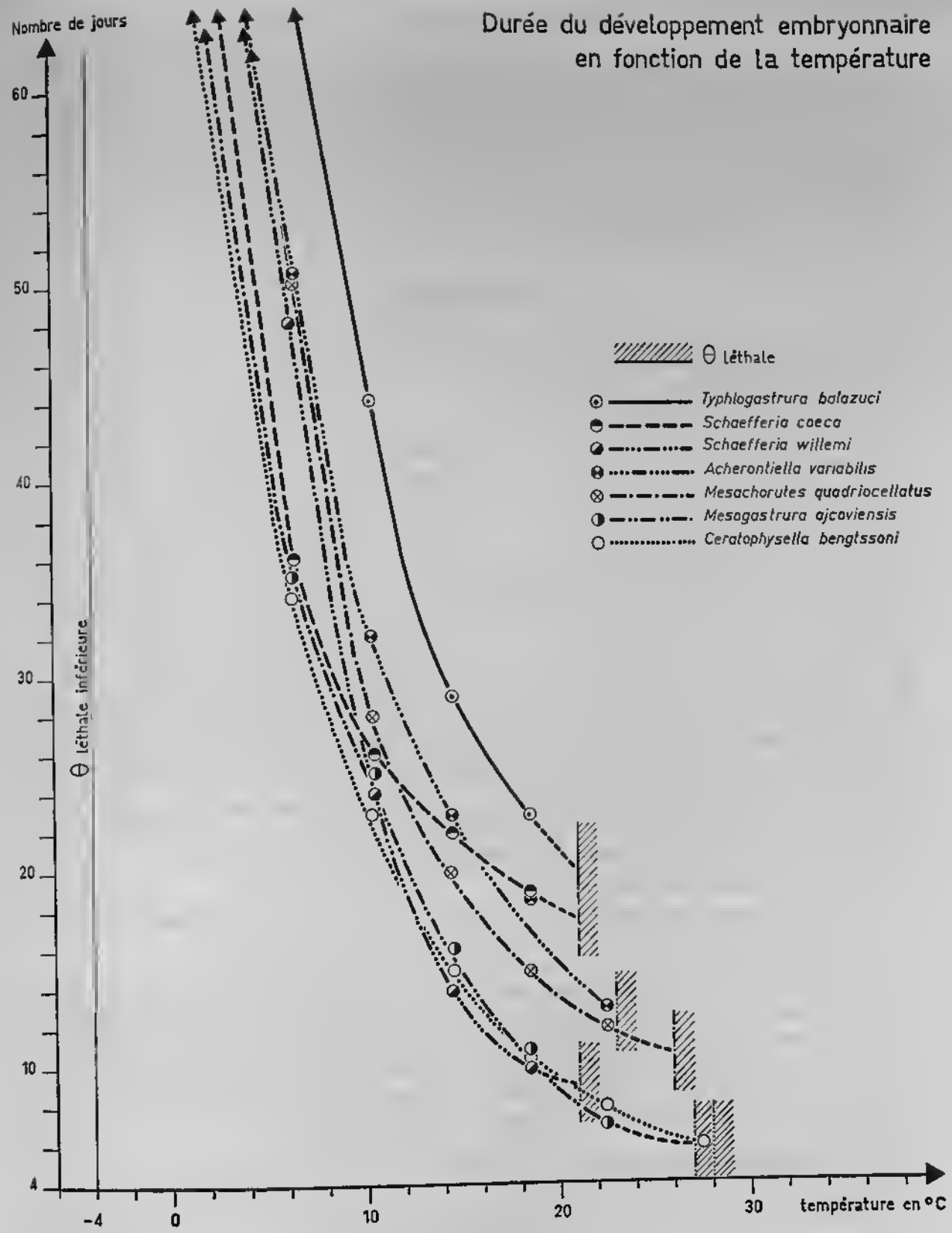
(Les petits chiffres indiquent le pourcentage de mortalité des œufs)

θ° C	*Typhlogastrura balazuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia pouadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella benglssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
27,5	†	†	†	†	6 ^{70}	8 ^{20}	7 ^{70}	†	†	†	†
22,5	†	†	†	†	8 ^{00}	10 ^{00}	7 ^{00}	12 ^{00}	12 ^{00}	7 ^{00}	13 ^{00}
18,5	23 ^{20}	19 ^{00}	19 ^{00}	10 ^{02}	11 ^{20}	12 ^{20}	10 ^{00}	13 ^{20}	15 ^{20}	11 ^{20}	19 ^{20}
14,5	29 ^{02}	22 ^{10}	23 ^{10}	14 ^{10}	15 ^{10}	15 ^{10}	16 ^{10}	18 ^{10}	20 ^{10}	16 ^{10}	23 ^{10}
10,5	44 ^{0}	26 ^{10}	30 ^{2}	24 ^{20}	23 ^{10}	22 ^{20}	24 ^{20}	26 ^{10}	28 ^{20}	25 ^{10}	32 ^{10}
6,5	68 ^{0}	36 ^{0}	52 ^{10}	48 ^{0}	34 ^{14}	32 ^{14}	34 ^{10}	36 ^{10}	50 ^{20}	35 ^{10}	50 ^{10}
0° C	270 ^{60} à 300	120 ^{42}	180 ^{60} à 240	180 ^{40}	120 ^{00}	120 ^{00}	120 ^{02}	120 ^{00}	180 ^{00}	140 ^{00}	180 ^{40}
K ≃	420	240	270	230	200	215	200	240	280	210	320

Les croix (†) indiquent que l'œuf ne peut se développer à ces trop hautes températures. Dans la zone des températures sub-léthales supérieures les expériences sont plus délicates, l'humidité est plus difficile à conserver à saturation et les moisissures se développent facilement entraînant parfois la mort des œufs. Les petits chiffres en haut et à droite des cases indiquent le pourcentage de mortalité des œufs. Nous n'avons jamais trouvé de phénomènes tératologiques dans les fortes températures comme cela se rencontre dans certains groupes d'animaux.

Le graphique 11 illustre ce tableau ; nous avons porté en ordonnées la durée en jours du développement embryonnaire de sept espèces et en abscisses les températures. La durée diminue au fur et à mesure que la température augmente et ceci jusqu'à la température léthale supérieure. *T. balazuci* a le développement le plus lent quelle que soit la température, viennent ensuite *S. pouadensis* et *A. variabilis*, les autres *Schaefferia* et *M. quadriocellatus*, puis *H. purpurescens*, *M. ojcoviensis* et enfin les *Ceratophysella* qui ont un développement plus rapide. Entre 11 °C et 18 °C celui de *S. willemi* s'accélère beaucoup. *S. quadrioculata* se comporte comme *S. pouadensis* et *S. decemoculata* comme *S. willemi*.

Source : MNHN, Paris



Graphique 11.

Source : MNHN, Paris

Dans la zone des températures sub-léthales supérieures, la variation individuelle est plus grande que celle de la zone des températures moyennes.

Nos résultats sont en accord avec la *loi des sommes des températures* : D. (T — C) ≃ K ; avec D : durée du développement embryonnaire en jours, T : température en degrés centigrades, C : température à laquelle il n'y a pas de développement (proche ici de 0,5 °C) et K : une constante, appelée « *thermal constant* » (Wigglesworth, 1965) ; ses valeurs sont indiquées dans la colonne inférieure du tableau précédent. Celle pour C. *denticulata* est très éloignée du chiffre donné par Hale (1965) : 200 contre 408 pour ce dernier. Les valeurs de K sont de bonnes indications sur la vitesse du développement embryonnaire.

d) Optimum thermique

Considérons maintenant la mortalité des œufs selon les températures : à 0 °C elle est de 40 à 62% selon les espéces. De 6,5 à 10,5 °C elle est plus faible : de 5 à 16%. A 14,5 °C, elle s'élève de 10 à 18% (25% pour *T. balazuci*). Elle augmente progressivement à 18,5 °C : 20% pour les 4 *Ceratophysella* et *H. purpurescens*, 26% pour *M. ojcoviensis* et *A. variabilis* et 28% pour *M. quadriocellatus*, mais beaucoup plus rapidement pour d'autres espèces : elle est alors de 60% pour *T. balazuci* et *S. pouadensis* et respectivement de 66 et 68% pour *S. coeca* et *S. willemi*. A 22,5 °C, la mortalité est forte pour les œufs de *M. ojcoviensis*, *M. quadriocellatus* et *A. variabilis* (respectivement 60%, 66% et 80%), alors qu'elle est toujours assez faible (30%) pour *H. purpurescens* et les *Ceratophysella*. Ce n'est qu'à 27,5 °C que la mortalité s'élève vers 76 à 80% pour ces derniéres espèces.

Si, pour chaque espéce, nous construisons une courbe indiquant en ordonnées la durée du développement des œufs, en abscisses les températures et si nous portons parallèlement, en ordonnées, le taux de mortalité en fonction de ces températures, nous déterminerons l'*optimum thermique absolu du développement embryonnaire*. Cet optimum est la température constante, qui, appliquée pendant toute la période embryonnaire, donne la plus grande vitesse de développement et le taux de mortalité le plus bas (graph. 12). Pour construire la courbe de mortalité il faut placer les points 0% et 100%. Ce dernier sera trouvé en calculant, d'une façon approchée, le nombre de jours minimum « théorique » du développement embryonnaire à la température léthale supérieure. Le point 0% sera placé au nombre de jours correspondant à la température « théorique » pour laquelle il y aurait une mortalité nulle. Par exemple pour *T. balazuci :* point 100% vers 20 jours et point 0% vers 54 jours.

L'optimum thermique global est plus large : il est compris entre une température limite inférieure et une température limite supérieure indiquant les limites entre lesquelles le développement est relativement rapide pour une basse mortalité (12% au plus environ).

Cet optimum global est compris entre :

8 et 12 °C pour *Typhlogastrura balazuci* (avec l'optimum absolu à 10,5 °C : durée du développement embryonnaire alors de 44 jours, avec 5% de mortalité) ;

8 et 15 °C pour *Schaefferia coeca* (à 9 °C : 28 jours, avec 8% de mortalité) ;

8 et 15 °C pour *S. willemi* et *S. decemoculata* (à 9 °C : 30 à 31 jours, avec 8% de mortalité) ;

8 et 15 °C pour *S. pouadensis* et *S. quadrioculata* (à 12 °C : 26 jours, avec 8% de mortalité) ;

8 et 16 °C pour *Mesachorutes quadriocellatus* et *Mesogastrura ojcoviensis* (pour le 1er à 9 °C : 34 jours, avec 10% de mortalité et pour le second à 10 °C : 26 jours, avec 12% de mortalité) ;

8 et 17 °C pour *Acherontiella variabilis* (à 10,5 °C : 32 jours, avec 10% de mortalité) ;

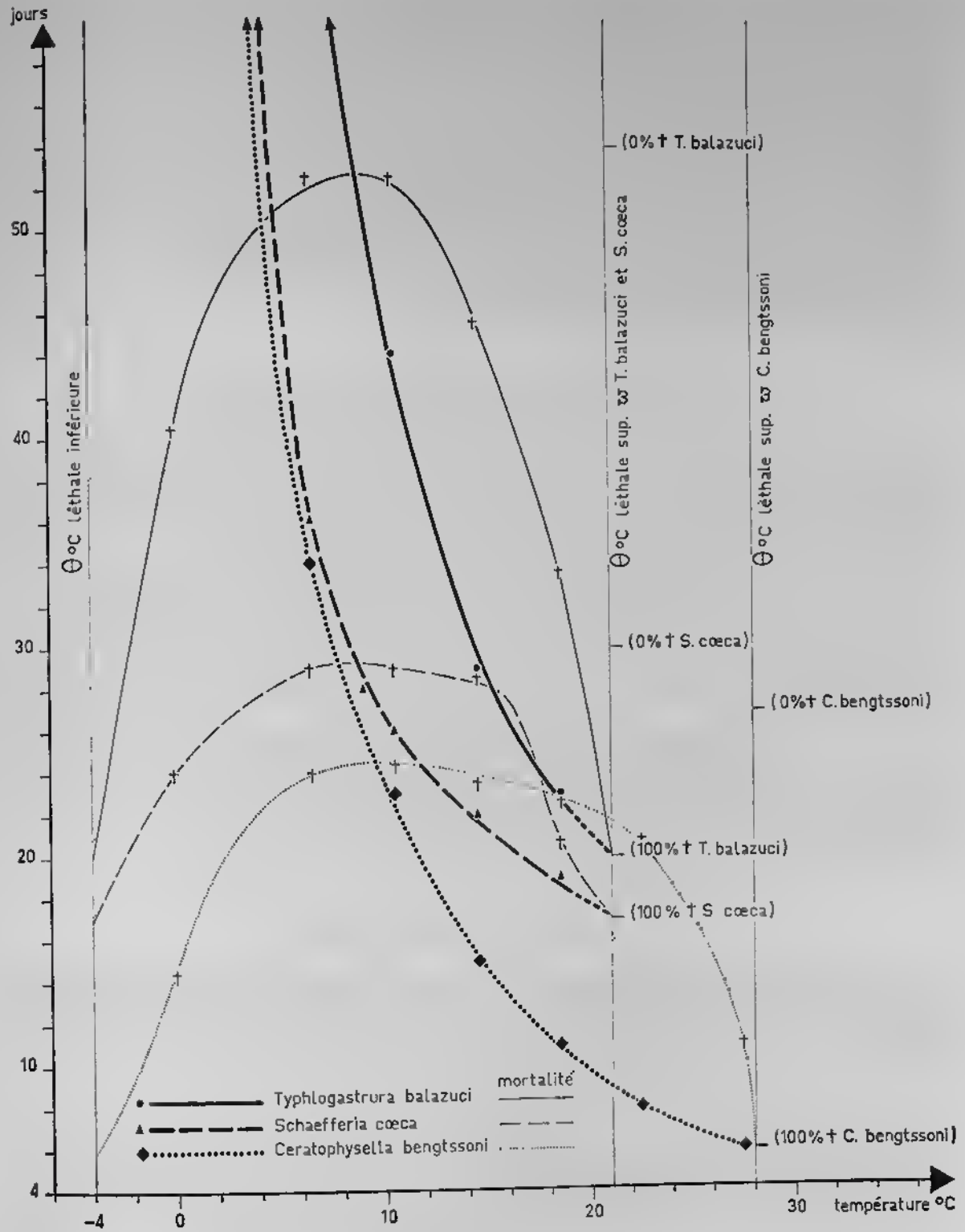
8 et 18 °C pour les 4 espéces de *Ceratophysella* (à 10,5 °C : 22 à 24 jours, avec 10 à 12% de mortalité) ;

8 et 18 °C pour *Hypogastrura purpurescens* (à 10,5 °C : 26 jours, avec 10% de mortalité).

L'échelle de ces optimums est assez large et les températures limites inférieures sont toujours de 8 °C ; les optimums « absolus » sont compris entre 9 et 12 °C ; les températures limites supérieures varient de 12 à 18 °C selon les espéces.

Source : MNHN, Paris

Calcul de l' optimum thermique du développement embryonnaire



GRAPHIQUE 12.

Source : MNHN, Paris

e) **Durée moyenne du développement des œufs placés à deux températures alternées**

Nous avons soumis des œufs venant d'être pondus, alternativement à 19 °C pendant 9 heures et à 0 °C pendant 15 heures, ce qui donne une température moyenne d'exposition de 7 °C environ. Les œufs de *M. ojcoviensis* sont éclos 35 jours après le début de l'expérience, ceux de *M. quadriocellatus* 47 jours après, ceux de *C. engadinensis* et de *C. bengtssoni* 21 jours après, ce qui correspond à la durée du développement d'œufs placés toujours à 6,5 °C. Cela indiquerait que la durée du développement d'œufs, soumis alternativement à deux températures, serait égale à celle d'œufs placés toujours à la même température qui serait alors la moyenne des deux températures extrêmes. Nous avons fait la même expérience avec des œufs de *T. balazuci* et de *S. coeca*, mais la température de 19 °C leur fut fatale et ils moururent.

Hale (1965) en plaçant des œufs aux fluctuations de l'air extérieur obtint toujours un développement plus rapide que pour des œufs exposés à une température constante (pour *C. denticulata* : K = 370 contre 408 à θ constante).

2) ACTION DE L'HUMIDITÉ SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Nous avons vu que les œufs augmentaient de volume (graphique 5) durant leur développement. Il est vraisemblable qu'ils absorbent de l'eau comme cela se produit chez beaucoup d'animaux, entre autres chez de nombreux Insectes (Wigglesworth, 1965) et chez les Opilions (Juberthie, 1964).

Nous avons placé des lots d'une dizaine d'œufs venant d'être pondus, dans des vases à dessiccation. Les résultats sont pratiquement les mêmes pour toutes ces espèces. Les œufs placés à une humidité relative de 100% se développent et éclosent normalement. Ceux soumis à 98% éclosent aussi, en général, normalement. A 93% la durée est allongée et la mortalité est grande (60 à 80%). A 79% les œufs se dessèchent rapidement et meurent. La limite inférieure se situe vers H.R. = 95%.

L'optimum hygrométrique du développement embryonnaire est de 98 à 100% d'humidité relative.

Des œufs immergés totalement dans l'eau se développent normalement et éclosent à peu près dans le même temps que ceux placés à l'air libre, en donnant naissance à des premiers stades normaux. Cette possibilité de survie des œufs confère à ces espèces une grande résistance aux inondations temporaires et un pouvoir de dissémination par les eaux. Britt (1951) avait signalé ce développement dans l'eau chez *C. armata*, Choudhuri (1963) chez *Onychiurus* sp. et Chang (1966) chez *Folsomia fimetaria* et *Isotomurus palustris (Isotomidae)*.

3) ACTION DE LA LUMIÈRE

Nous n'avons trouvé aucune action de la lumière sur la *durée* du développement embryonnaire. Seule, la pigmentation de la plage oculaire est légèrement plus foncée, chez les espèces pigmentées, quand l'œuf est placé à la lumière durant son développement.

4) CONCLUSIONS

Par l'étude de l'action des facteurs température et humidité sur le développement embryonnaire de quatorze espèces d'*Hypogastruridae*, nous avons mis en évidence *des différences de durée* et nous avons pu établir les préférendums thermiques et hygrométriques des œufs de ces espèces.

Ces résultats nous permettent de séparer ces dernières en plusieurs groupes. Le 1er comprend *Typhlogastrura balazuci* dont les œufs ont le développement le plus long (2 mois à 8 °C ;

Source : MNHN, Paris

36 jours à 12 °C), l'optimum thermique global étroit et faible (8 à 12 °C), la température léthale supérieure la plus basse (20 à 21 °C) ; il présente donc les caractères les plus « troglobies ».

Le second groupe est constitué par *Schaefferia coeca*, *S. willemi* et *S. decemoculata* dont les œufs présentent, eux aussi, une température léthale supérieure basse (21 °C), un optimum thermique global étroit et faible (8 à 15 °C), mais dont la durée du développement est plus courte (respectivement 29, 36 et 36 jours à 8 °C et 23, 19 et 20 jours à 12 °C). Si, chez *S. willemi*, le développement s'accélère beaucoup à partir de 11 °C, il est encore assez lent à l'optimum thermique absolu (9 °C) avec une durée de un mois. Très proche de ces espèces, nous avons aussi *S. pouadensis* et *S. quadrioculata* présentant le même optimum global, la même température léthale supérieure mais dont la durée de développement est plus longue (38 jours à 8 °C et 25 jours à 12 °C) et l'optimum thermique absolu plus élevé (12° contre 9 °C pour les précédentes).

Le 3e groupe comprend *Ceratophysella bengtssoni*, *C. armata*, *C. denticulata* et *C. engadinensis*, dont les œufs, par leur optimum thermique global large et élevé (8 à 18 °C), leur forte température léthale (28 °C) et leur rapide développement (un mois à 8 °C, 20 jours à 12 °C et 11 jours à 18 °C) ont les caractères les plus « hémiédaphiques ». *Hypogastrura purpurescens* se rattache à ce groupe : ses œufs ont le même optimum thermique global, mais leur température léthale supérieure est un peu plus basse (vers 27 °C) et leur développement un peu moins rapide (un mois à 8 °C, 22 jours à 12 °C et 14 jours à 18 °C).

Le 4e et dernier groupe, celui des espèces guanobies : *Mesachorules quadriocellatus*, *Mesogastrura ojcoviensis* et *Acherontiella variabilis*, s'intercale par certains caractères entre celui des *Schaefferia* et celui des *Ceratophysella*. Les œufs de ces espèces guanobies ont un optimum thermique global assez large et élevé (8 à 17 °C), une température léthale forte pour les 2 premières (26 à 27 °C) et de 23 °C seulement pour *A. variabilis*. Mais, alors que *M. ojcoviensis* a une durée de développement embryonnaire très proche de celle de *C. bengtssoni* et de celle de *H. purpurescens* (un mois à 8 °C, 21 jours à 12 °C et 12 jours à 18 °C), *M. quadriocellatus* et *A. variabilis* ont un développement plus lent (40 et 42 jours à 8 °C, 24 et 27 jours à 12 °C, 16 et 20 jours à 18 °C) qui se rapproche de celui de *Schaefferia pouadensis*.

Les œufs de toutes ces espèces ont le même optimum hygrométrique (H.R. : 98 à 100%), la même température léthale inférieure (0 à — 1 °C), la même limite inférieure de leur optimum thermique global (8 °C) et un optimum thermique absolu peu différent (9 à 12 °C). Les températures de leurs biotopes sont pratiquement celles de leurs optimums thermiques absolus respectifs.

II. — ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

1) ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Nous étudierons d'abord la durée du premier stade qui est compris entre l'éclosion et la première mue, puis celle des trois ou quatre stades juvéniles suivants, précédant la maturité sexuelle.

Pour étudier les températures léthales, nous avons utilisé la méthode des *températures constantes* dans une étuve ; nous expérimentons sur une vingtaine d'individus et faisons la moyenne des durées de survie (la durée de survie d'un individu étant comprise depuis le temps zéro du début de l'expérience, jusqu'à celui de sa mort). La température léthale est conventionnellement celle à laquelle 50% des individus d'une population meurent en 24 heures (« niveau léthal primaire » de Fry ; 1947). Nous avons complété ces expériences par la méthode des « *températures variables* » en plaçant nos animaux dans une enceinte où la température croît ou diminue à vitesse constante. Si la température varie trop lentement, la résistance des animaux augmente, ils « s'acclimatent » et si elle varie trop vite, l'effet de « choc thermique » les tue rapidement.

Source : MNHN, Paris

a) Température léthale inférieure

A 0 °C, la durée des stades juvéniles est très allongée, les mues ne se produisent que tous les 2 à 4 mois. La mortalité est faible (de 4 à 14%).

A — 2 °C, les mues ne se déclenchent plus, l'animal vivant des mois sans muer ; la mortalité varie entre 20 et 40%. A — 6 °C, les jeunes meurent entre quelques heures et une quinzaine de jours selon les espèces.

La température léthale inférieure est comprise entre — 2 et — 4 °C.

b) Température léthale supérieure

Les jeunes ont une température léthale supérieure légèrement plus basse que celle des adultes, de 1 à 2 °C en général.

c) Durée moyenne du premier stade soumis à différentes températures constantes

Cette expérience fait suite à celle menée précédemment pour le développement embryonnaire. Le tableau suivant donne la *durée moyenne* en jours du premier stade. Le signe † indique la mort de l'animal :

DURÉE MOYENNE EN JOURS DU 1er STADE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE
(Les petits chiffres indiquent le pourcentage de mortalité)

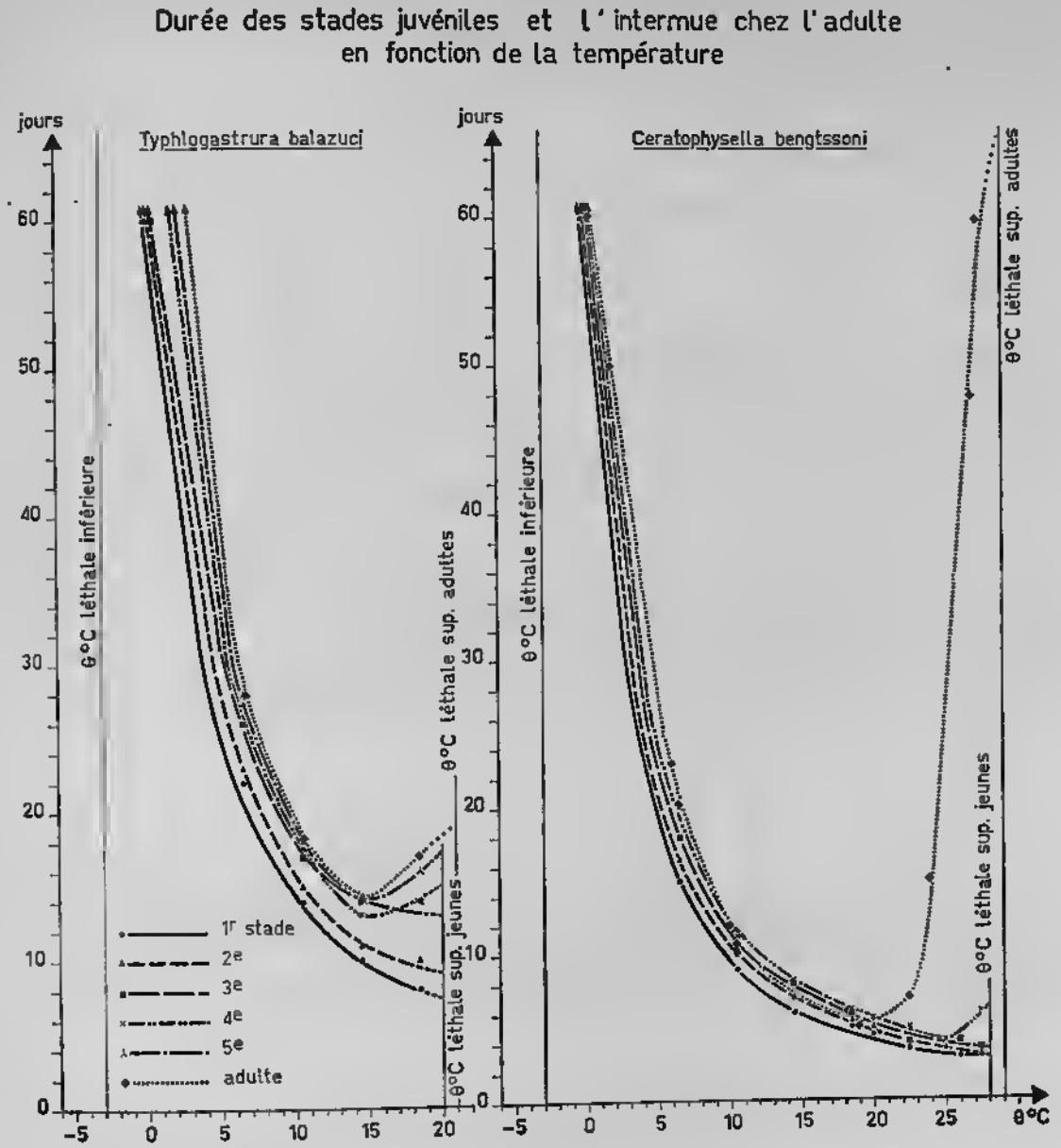
6° C	*Typhlogastrura balazuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia pouadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
27,5	†	†	†	†	3 ^{67}	4 ^{60}	4 ^{60}	3 ^{70}	†	4 ^{60}	†
22,5	†	7 ^{70}	7 ^{70}	6 ^{60}	3,5 ^{71}	4,5 ^{10}	3,5 ^{10}	4 ^{10}	5 ^{60}	4 ^{70}	8 ^{60}
18,5	8 ^{35}	7,5 ^{0}	8 ^{70}	7 ^{10}	5 ^{0}	5,5 ^{0}	5 ^{0}	6 ^{0}	6 ^{0}	5,5 ^{7}	10 ^{7}
14,5	10 ^{2}	9 ^{0}	10 ^{0}	9 ^{0}	6 ^{0}	7 ^{0}	6 ^{5}	8 ^{7}	7 ^{2}	6,5 ^{0}	12 ^{3}
10,5	14 ^{0}	12 ^{0}	14 ^{0}	13 ^{0}	9 ^{0}	10 ^{10}	9,5 ^{0}	12 ^{0}	11 ^{0}	10 ^{0}	16 ^{0}
6,5	22 ^{0}	16 ^{0}	22 ^{0}	18 ^{0}	15 ^{7}	16 ^{70}	16 ^{10}	17 ^{0}	16 ^{0}	15 ^{0}	26 ^{0}
0° C	60 ^{0} à 90	60 ^{7} à 90	60 ^{10} à 90	60 ^{0} à 90	60 ^{10}	60 ^{72}	60 ^{70}	60 ^{10} à 90	60 ^{0} à 90	60 ^{0} à 90	60 ^{0} à 90

En portant en ordonnées la durée en jours des premiers stades et en abscisses les températures, nous obtenons des courbes ayant la même allure que celles établies pour le développement embryonnaire, mais elles sont plus rapprochées les unes des autres. La durée du premier stade

Source : MNHN, Paris

diminue au fur et à mesure que la température augmente et cela jusqu'à la température léthale supérieure, sauf pour *C. denticulata* où la durée augmente légèrement vers 27 °C. Ce premier stade est plus long, quelle que soit la température, chez *A. variabilis*, *T. balazuci* et *S. pouadensis*, puis progressivement plus court chez *S. quadrioculata*, *S. willemi* et *S. decemoculata*, ensuite chez *S. coeca*, *M. quadriocellatus*, *H. purpurescens*, *M. ojcoviensis* et enfin chez les quatre *Ceratophysella* où il est alors le plus court.

d) Durée moyenne des stades juvéniles suivants soumis à différentes températures constantes



GRAPHIQUE 13.

Source : MNHN, Paris

Comme pour le premier, la durée de chaque stade diminue au fur et à mesure que la température augmente jusqu'à la température léthale supérieure, sauf pour *T. balazuci*, les quatre *Ceratophysella*, *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis* : pour *T. balazuci* les durées des 4e et 5e

DURÉES MOYENNES EN JOURS DES STADES JUVÉNILES ET INTERMUE DE L'ADULTE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE

(Les petits chiffres indiquent le pourcentage de mortalité)

Ceratophysella bengtssoni

θ° C	1er stade	2e stade	3e stade	4e stade	Adulte
27,5° C	3 [67]	3 [70]	3,5 [60]	6 [71]	60 à 120 [88] (24° C = 15)
22,5° C	3,5 [11]	3,5 [10]	4 [11]	5 [14]	7 [18]
18,5° C	5 [8]	5,5 [3]	6 [0]	6 [11]	6 [10]
14,5° C	6 [8]	7 [0]	8 [8]	8 [0]	7 [5]
10,5° C	9 [0]	10 [0]	11 [0]	11 [5]	10 [0]
6,5° C	15 [7]	16,5 [0]	18 [0]	20 [0]	20 [4]
0° C	60 [10]	60 [8]	60 [12]	60 [16]	60 à 90 [10]

Schaefferia coeca

θ° C	1er stade	2e stade	3e stade	4e stade	5e stade	Adulte
27,5° C	†	†	†	†	†	†
22,5° C	7 [70]	8 [70]	9 [70]	11 [60]	10 [70]	11 [70]
18,5° C	7,5 [0]	9 [20]	10 [10]	11 [30]	10 [14]	11 [10]
14,5° C	9 [0]	10 [0]	12 [0]	12 [0]	12 [10]	13 [0]
10,5° C	12 [0]	13 [0]	15 [0]	16 [7]	18 [0]	18 [0]
6,5° C	16 [0]	18 [4]	23 [0]	22 [0]	25 [0]	26 [0]
0° C	60 à 90 [7]	60 à 90 [10]	60 à 120 [4]	90 à 120 [0]	90 à 120 [0]	90 à 180 [0]

Source : MNHN, Paris

Typhlogastrura balazuci

θ° C	1er stade	2e stade	3e stade	4e stade	5e stade	Adulte
27,5° C	†	†	†	†	†	†
22,5° C	†	†	†	†	†	†
18,5° C	8 [80]	10 [20]	14 [15]	14 [40]	16 [30]	17 [30]
14,5° C	10 [0]	11 [7]	14 [1]	13 [7]	14 [0]	14 [10]
10,5° C	14 [5]	15 [5]	17 [0]	18 [0]	18 [0]	18,5 [0]
6,5° C	22 [0]	23 [0]	26 [0]	26 [0]	28 [0]	28 [0]
0° C	60 à 90 [0]	60 à 90 [0]	60 à 90 [10]	90 à 120 [11]	90 à 120 [10]	90 à 180 [10]

stades à 18,5 °C, pour les *Ceratophysella* celle du 4e à 27,5 °C et pour les deux dernières espèces celles des 4e et 5e stades à 27,5 °C, sont légèrement supérieures à celles de ces mêmes stades à 14,5 °C (*T. balazuci*) et 22,5 °C (pour les 6 autres espèces). En général, pour une même température, la durée des stades 1 à 4 ou 5 augmente progressivement et tend vers l'intermue de l'adulte. Dans les tableaux ci-dessus, nous donnons la *durée moyenne* des stades juvéniles et l'intermue de l'adulte pour *Ceratophysella bengtssoni*, *Schaefferia coeca* et *Typhlogastrura balazuci*.

Le graphique 13 montre les courbes établies pour *C. bengtssoni* et *T. balazuci* en portant en ordonnées la durée des stades en jours et en abscisses la température. Les courbes des autres espèces sont du même type. Ce sont *A. variabilis* et *T. balazuci* qui présentent les stades juvéniles les plus longs ; viennent ensuite par ordre de durée décroissante : *S. pouadensis* et *S. quadrioculata*, *S. willemi* et *S. decemoculata*, *S. coeca*, puis *M. quadriocellatus*, *H. purpurescens*, *M. ojcoviensis* et enfin les quatre *Ceratophysella* (donc dans le même ordre que pour le premier stade).

e) Optimum thermique

Pour le trouver, il faut considérer la mortalité des jeunes ; celle-ci est donnée en pourcentage dans les tableaux précédents par le petit chiffre placé en haut et à droite des cases.

Pour chaque espèce, nous avons construit deux courbes avec ces données : durée, mortalité et température afin de trouver *les optimums thermiques*, global et absolu, de chaque stade juvénile. Nous donnons ces valeurs dans le tableau suivant, l'optimum absolu étant placé en bas,

L'échelle de ces optimums est large : de 6 à 23 °C au plus et de 6 à 15 °C au moins. La température limite inférieure est de 5 à 7 °C selon l'âge et l'espèce. La température limite supérieure et l'optimum absolu diminuent légèrement avec l'âge chez toutes les espèces ; ceux des premiers stades sont supérieurs de 2 à 3 °C à ceux des adultes. C'est *T. balazuci* qui a l'optimum global le moins large et les *Ceratophysella* celui le plus large.

Source : MNHN, Paris

OPTIMUMS THERMIQUES, GLOBAUX ET ABSOLUS, DE L'INTERMUE CHEZ LES JEUNES ET LES ADULTES

	Typhlogastrura balazuci	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia pouadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
1er stade	6 à 16 11° C	6 à 18 11° C	6 à 18 13° C	6 à 18 11,5° C	6 à 23 14° C	6 à 23 14° C	7 à 23 14° C	7 à 23 13° C	6 à 20 12° C	6 à 20 13° C	6 à 20 11° C
2e stade	6 à 16 11° C	6 à 17 11° C	6 à 18 13° C	6 à 18 12° C	6 à 23 14° C	6 à 23 14° C	7 à 23 14° C	7 à 23 12° C	6 à 20 12° C	6 à 20 13° C	6 à 20 11° C
3e stade	6 à 16 10,5° C	6 à 17 10° C	6 à 18 12,5° C	6 à 17 11° C	6 à 23 13° C	6 à 22 13° C	7 à 23 13° C	7 à 22 12° C	6 à 19 11,5° C	6 à 20 12° C	6 à 19 10,5° C
4e stade	6 à 15 10,5° C	6 à 16 11° C	6 à 18 12,5° C	6 à 16 10° C	6 à 23 12° C	6 à 22 13° C	7 à 23 13° C	7 à 21 11° C	6 à 17 11,5° C	6 à 19 12° C	6 à 18 10,5° C
5e stade	6 à 15 10,5° C	6 à 16 9,5° C	6 à 18 12° C	5 à 16 9° C					6 à 17 11° C	6 à 18 11° C	6 à 17 10° C
Adulte	6 à 15 10,5° C	5 à 16 9° C	6 à 18 12° C	5 à 16 9,5° C	6 à 20 11° C	7 à 21 12° C	7 à 22 12° C	7 à 20 11° C	6 à 17 10° C	6 à 17 11° C	6 à 17 10° C

Les optimums absolus sont proches (de 9 à 14 °C selon les espéces et les stades) ; ils correspondent bien aux températures moyennes des biotopes de chaque espèce.

Il est à remarquer qu'entre les populations de *Ceratophysella engadinensis* de la grotte de la Carriére de Riverenert et celle de la grotte de Moulis existe toujours une très légère différence dans les durées et les préférendums : cela tend à prouver qu'il existe parfois des « *races écologiques* » au sein d'une même espéce.

2) ACTION DE L'HUMIDITÉ SUR LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Les modalités expérimentales de l'étude du développement embryonnaire ont été reprises mais avec des jeunes. Les animaux sont dans de petits bocaux sans nourriture et à la température de leur biotope. Les jeunes placés à une humidité relative de 100% muent normalement. Il en est de même à 98% ; mais à 93%, la durée des stades s'allonge et la mortalité est assez forte (60 à 78%). A 79%, les jeunes meurent rapidement. L'*optimum hygrométrique* global du développement postembryonnaire est d'environ 98 à 100% d'humidité relative. Les jeunes *Mesachorutes quadriocellatus* supportent une humidité un peu plus faible (95 à 99%), ainsi que ceux de *Mesogastrura ojcoviensis* et de *Acherontiella variabilis*.

Nos expériences d'élevage *dans l'eau* de jeunes individus issus d'œufs ayant subi leur développement totalement immergés nous ont montré qu'ils peuvent y vivre parfaitement en se déplaçant sur le fond, les échanges respiratoires s'effectuant facilement entre l'eau et l'animal. Rappelons que les Collemboles, sauf la plupart des Symphypléones, n'ont pas de trachées. Les échanges respiratoires se font à travers le tégument ; la forme en bâtonnets des Poduromorphes (surface de contact maximale pour une faible biomasse) et peut-être leurs granulations tégumentaires, augmentent d'ailleurs la surface d'échange. Nous avons assez rarement obtenu des 2e stades, la majorité des premiers stades finissant par mourir après un temps appréciable

Source : MNHN, Paris

de survie sous l'eau : 40 jours pour les *Typhlogastrura balazuci*, alors que la durée moyenne du 1er stade est de 14 jours à 10,5 °C, 20 jours pour les *Ceratophysella denticulata* (durée moyenne du 1er stade à 10,5 °C : 9,5 jours). Le « phénomène de mue » se déclenche cependant, le cycle du mésentéron se produit, la nouvelle cuticule est le plus souvent formée, mais l'animal ne réussit pas à sortir de son exuvie, à cause sans doute de la pression de l'eau (?).

Britt (1951) signale avoir obtenu des mues sous l'eau chez des jeunes *C. armata*. Choudhuri (1963) indique que des *Onychiurus* nés sous l'eau survécurent 6 jours et ne muérent pas. Chang (1966) confirme cela sur *Folsomia fimetaria* et *Isotomurus palustris*.

Mais, par l'action des courants ou par lui-même, le premier stade réussit souvent à rejoindre la surface de l'eau. Au contact de l'air il devient alors très difficilement « mouillable » et son développement postembryonnaire s'effectue normalement, tous ces animaux réussissant à muer sur l'eau.

III. — ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE CYCLE D'INTERMUE DES ADULTES

1) ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR L'INTERMUE DE L'ADULTE

a) Température léthale inférieure

Quatre lots de cinq individus par espéce, pris à 9 ou 11 °C, ont été placés à — 15, — 10, — 5 et — 3 °C. Nous donnons dans le tableau suivant les durées extrêmes (en minutes : mn, heures : h et jours : j) de survie à ces températures. A — 15 °C, la mort est pratiquement instantanée. Aux autres températures, la variation individuelle est très grande :

DURÉES EXTRÊMES DE SURVIE (EN MINUTES, HEURES ET JOURS) AUX BASSES TEMPÉRATURES

θ° C	*Typhlogastrura balazuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia poutadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadrioocellatus*	*Mesogastrura ojcovensis*	*Acherontiella variabilis*
— 10° C	30 à 60 mn	45 à 90 mn	60 à 90 mn	60 à 90 mn	30 à 90 mn	30 à 90 mn	30 à 90 mn	45 à 120 mn	1 à 6 h	1 à 5 h	30 à 120 mn
— 5° C	1 à 6 h	1 à 8 h	1 à 8 h	1 à 6 h	3 à 48 h	5 à 48 h	5 à 48 h	5 à 60 h	12 à 72 h	6 à 48 h	6 à 24 h
— 3° C	6 à 24 h	6 à 24 h	6 à 24 h	6 à 24 h	12 h à 10 j	1 à 12 j	1 à 10 j	1 à 13 j	2 à 18 j	2 à 15 j	1 à 8 j

Si, au lieu d'exposer les animaux brutalement aux basses températures, nous les y exposons graduellement en les plaçant un jour à 5 °C, puis un jour à 0 °C, leur résistance au froid est plus grande ; ils « s'acclimatent » et les durées de survie sont assez prolongées, souvent doublées.

La température léthale inférieure se situe entre — 1 et — 2 °C pour *T. balazuci* et les *Schaefferia*, entre — 2 et — 4 °C pour les autres espèces. Ces dernières, hémiédaphiques ou guanobies-pholéophiles, sont plus « habituées » à lutter contre les variations de température de la litière et des premiers centimètres du sol.

Signalons ici un phénomène observé lors d'une expérience d'extraction automatique à programmation, sur du guano de la grotte de la Fagale (Ariége), contenant une population de

Source : MNHN, Paris

Mesachorutes quadriocellatus, expérience faite en collaboration avec G. VANNIER, dont les résultats complets seront publiés ultérieurement. L'extraction a été menée 12 heures à 20 °C, puis 12 heures à 15 °C, 12 heures à 10 °C, 12 heures à 5 °C, 12 heures à 0 °C, 24 heures à — 5 °C, 6 heures à — 10 °C, 6 heures à — 5 °C, 6 beures à 0 °C, 6 heures à 5 °C, 6 heures à 10 °C et enfin 6 jours à 15 °C. Théoriquement, il se produit une chute aléatoire des animaux jusqu'à l'obtention du *point de fuite* atteint pour une teneur en eau du guano proche de 100 % ; ici, cette teneur est obtenue vers la 170e beure. Dans notre expérience il est curieux de constater, qu'après leur chute aléatoire du début, les *M. quadriocellatus*, jeunes et adultes, tombent massivement au milieu de la période d'exposition de 24 heures à — 5 °C ; puis, la chute diminue rapidement et s'arrête à — 10 °C. Elle reprend dès la deuxième exposition de 6 heures à — 5 °C, c'est-à-dire dès la 94e heure d'extraction, alors que la teneur en eau de l'échantillon est encore de 240 % ; nous sommes loin du point de fuite théorique de 100 % ! Un « *point critique biologique* » se situerait donc vers — 5 °C.

b) Température léthale supérieure

Deux types d'expériences furent réalisés :

— D'une part, des adultes ont été placés dans une petite cuve où la température s'élève graduellement de 15 à 45 °C en 30 minutes environ, tout cela bien sûr, en humidité saturée. Les animaux soumis à des températures croissantes sont d'abord calmes jusqu'à 30 °C. Puis, jusqu'à 35 °C, ils passent par des périodes alternatives de calme et d'agitation ; ils s'immobilisent ensuite, les pattes raides, les antennes frémissantes et meurent. Les espèces les plus résistantes peuvent rester ainsi raidies pendant 24 heures avant de mourir, seul le frémissement des antennes indiquant leur survie.

DURÉES DE SURVIE (EN MINUTES, HEURES ET JOURS) AUX HAUTES TEMPÉRATURES ET TEMPÉRATURES LÉTHALES SUPÉRIEURES DES ADULTES

θ° C	*Typhlogastrura balacuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia pouadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
45° C	†	†	†	†	30 s	30 s à 1 mn	1 mn	30 s	1 mn	1 mn	†
40° C	30 s à 1 mn	30 s à 1 mn	1 mn	1 mn	3 mn	6 mn	10 mn	3 mn	10 mn	30 mn	1 mn
35° C	1 h	1 h 30	2 h	2 h	3 à 5 h	3 à 6 h	6 h	3 à 5 h	5 à 7 h	6 à 8 h	2 h
30° C	4 à 6 h	8 à 12 h	12 à 15 h	10 à 14 h	1 à 10 j	2 à 15 j	3 à 30 j	2 à 12 j	3 à 15 j	4 à 30 j	6 à 10 h
25° C	3 j	4 à 10 j	5 à 13 j	4 à 12 j							3 à 10 j
θ léthales supérieures absolues	40° C	40° C	40° C	40° C	42° C	43° C	44° C	42° C	44° C	45° C	40° C
θ léthales supérieures	20 à 21° C	23° C	24° C	23 à 24° C	28 à 29° C	30° C	31° C	28 à 29° C	29 à 30° C	30 à 31° C	23° C

Source : MNHN, Paris

— D'autre part, des adultes ont été soumis à diverses températures constantes, tous les 5 °C, depuis 20 °C jusqu'à 45 °C : le tableau précédent présente leur durée de survie, les *températures léthales absolues*, c'est-à-dire les températures provoquant instantanément la mort de l'animal et les *températures léthales*, températures juste au-dessous desquelles les animaux peuvent muer et survivre au moins un mois.

La variabilité individuelle est grande vers la température léthale supérieure, cela sans doute parce que les animaux ne sont pas tous, malgré les précautions prises, dans le même état physiologique (âge, sexe, femelle avec ou sans œufs, cycle du tube digestif, mue...). A la température léthale supérieure absolue, le choc thermique est très important et le comportement physiologique de l'ensemble des individus est affecté, la variation individuelle est alors moins importante.

Là encore, les espèces hémiédaphiques et guanobies-pholéophiles, sauf *A. variabilis*, sont plus « habituées » à lutter contre de légères variations de température.

c) L'intermue moyen chez l'adulte soumis à différentes températures constantes

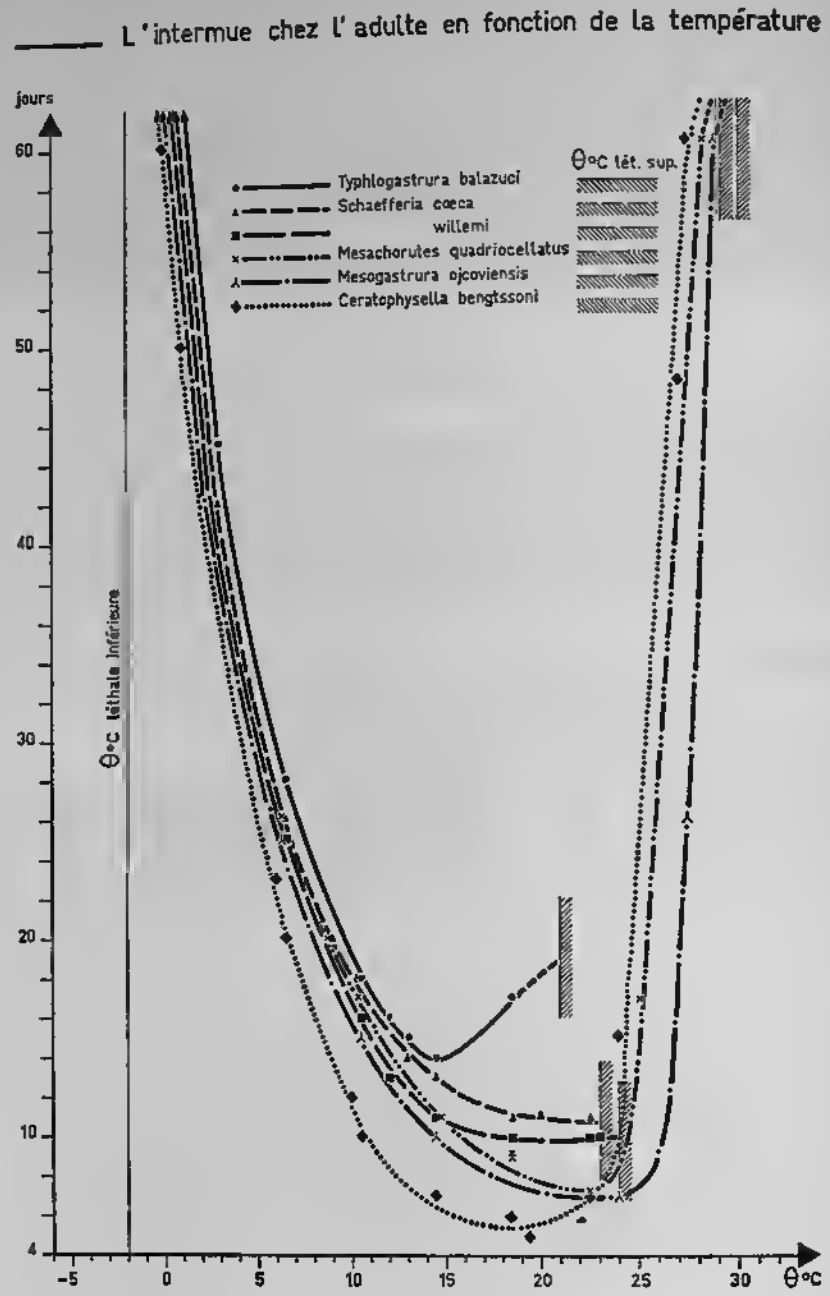
Pour connaître l'intermue moyen chez l'adulte, nous avons placé dans les huit casiers du polythermostat de petits flacons contenant chacun 10 adultes de *T. balazuci* et de 20 à 30 adultes pour les autres espèces. Ces expériences ont été poursuivies sur 2 ans. Il ne semble pas y avoir de cycle annuel dans l'intermue. Nous donnons dans le tableau suivant les *intermues moyens* aux différentes températures. A — 1,5 °C, les adultes survivent mais ne muent plus. A 0 °C, ils vivent au « ralenti », ne muant que tous les 2 à 6 mois.

INTERMUE MOYEN EN JOURS CHEZ L'ADULTE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE
(Les petits chiffres indiquent le pourcentage de mortallté)

θ° C	*Typhlogastrura balazuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia pouadensis*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Ceratophysella engadinensis*	*Ceratophysella denticulata*	*Hypogastrura purpurescens*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
32	†	†	†	†	†	†	†	†	†	† 29° : 60[12]	†
27,5	†	†	†	†	60 à 120[20] 24° : 15	6 [60] 24° : 20	3 à 5 [10]	10 [10]	60[24] 25° : 17	26 [10] 25° : 8	†
22,5	†	11 [70]	11 [70]	10 [70]	7 [12]	10 [12]	4,5 [10]	8 [60]	7 [30]	7 [60]	†
18,5	17 [30]	11 [12]	11 [10]	10 [10]	6 [10]	8 [10]	5 [0]	9 [12]	9 [10]	9 [12]	17 [61]
14,5	14 [10]	13 [3]	13 [3]	11 [10]	7 [3]	9 [0]	7 [3]	10 [10]	11 [12]	10 [10]	15 [12]
10,5	18,5 [0]	18 [1]	20 [0]	16 [0]	10 [1]	12 [10]	13 [4]	15 [0]	17 [0]	15 [3]	24 [3]
6,5	28 [1]	26 [3]	30 [10]	25 [0]	20 [4]	18 [10]	20 [12]	24 [10]	26 [0]	25 [0]	32 [0]
0° C	90 à 180 [10]	90 à 180 [1]	90 à 180 [12]	90 à 180 [12]	60 à 90 [10]	60 à 90 [62]	60 à 90 [10]	60 à 120 [10]	90 à 150 [10]	90 à 150 [0]	90 à 180 [10]

Source : MNHN, Paris

En portant en ordonnées l'intermue en jours et en abscisses les températures, nous obtenons le graphique 14.



Graphique 14.

Nous constatons que, pour une même espèce, plus la température augmente, plus l'intermue est court, cela jusqu'aux températures léthales supérieures chez les *Schaefferia*. Pour *T. balazuci* et *A. variabilis*, à partir de 15 °C, la durée augmente légérement. Chez les *Ceratophysella* et *H. purpurescens*, *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis*, il en est de même à partir de 20 à 24 °C environ selon l'espèce. Pour *C. bengtssoni*, *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis*, la

Source : MNHN, Paris

durée augmente beaucoup ensuite (2 mois et plus), jusqu'aux températures léthales supérieures. Entre 5 et 18 °C, températures les plus compatibles avec la vie, nous retrouvons à peu près la même classification que celle vue précédemment, avec dans un ordre décroissant d'intermue : *A. variabilis*, *T. balazuci*, *S. pouadensis* et *S. quadriocutata*, puis S. *coeca*, *S. willemi* et *S. decemocutata*, ensuite *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis* et *H. purpurescens* et enfin *C. bengtssoni*, *C. armata*, *C. denticulata* et *C. engadinensis*.

d) Optimum thermique

Il faut tenir compte ici de la mortalité des adultes, entre deux mues, selon la température. Elle est donnée par les petits chiffres de chaque case dans le tableau précédent. *Les optimums thermiques absolus* et *globaux* de l'intermue sont portés dans la case inférieure du tableau de la page 172.

Les optimums absolus sont très proches des températures des biotopes respectifs. L'échelle des optimums globaux est large (7 à 22 °C au plus et 6 à 15 °C au moins). La température limite inférieure de l'optimum est de 5 à 7 °C. La température limite supérieure est de 15 à 22 °C et l'optimum absolu de 9 à 12 °C selon l'espéce. C'est *T. balazuci* qui a l'optimum global le plus étroit et les *Ceratophysella* le plus étendu. Ce sont *S. coeca*, *S. willemi*, *S. decemoculata*, *M. quadriocellatus* et *A. variabilis* qui ont les optimums absolus les plus bas (9 à 10 °C) ; *S. pouadensis*, *S. quadrioculata*, *C. engadinensis* et *C. denticulata* ont les plus élevés (12 °C).

e) L'intermue moyen chez l'adulte soumis à deux températures alternées

Des animaux ont été soumis alternativement à 19 °C pendant 9 heures et à 0 °C pendant 15 heures. Les adultes de *M. ojcoviensis* muérent alors, en moyenne, tous les 13 jours, ceux de *M. quadriocellatus* tous les 15 jours, durées obtenues normalement pour une température constante de 11,5 °C environ. Ceux de *T. balazuci* muèrent tous les 18 jours, ceux de *C. denticulata* tous les 13 jours, durées aussi obtenues pour une température constante de 10,5 °C environ. Les adultes de *S. coeca* muèrent tous les 22 jours, durée correspondant à celle obtenue pour une température constante de 8 °C environ.

Ainsi, des adultes soumis alternativement 9 heures à 19 °C et 15 heures à 0 °C, ont un intermue correspondant à celui d'un adulte soumis constamment à 10 °C environ, température légérement supérieure à la moyenne de celle de l'expérience qui est de 7,5 °C environ. L'action de la température élevée semble donc agir plus fortement sur la physiologie de l'animal que celle de la basse température qui cependant a une durée d'action plus longue (15 heures au lieu de 9).

2) ACTION DE L'HUMIDITÉ SUR LA VIE DE L'ADULTE

a) Durée de survie et humidité relative de l'air

Nous avons fait des expériences sur la durée de survie en fonction de l'humidité relative de l'air ambiant. Les animaux sont placés à 10 °C, sans nourriture, dans de petites coupelles. L'bumidité a été vérifiée avec un psychrométre à aspiration de Assmann (± 2% d'H.R. d'erreur). Nos résultats sont résumés dans le tableau suivant.

Les résultats pour les autres *Schaefferia* sont très proches de ceux de *S. coeca* ; ceux des autres *Ceratophysella* et de *H. purpurescens* sont trés proches de ceux de *C. bengtssoni*.

Ce sont les *Schaefferia* et *T. balazuci* qui résistent le moins bien à un abaissement de l'humidité relative, puis les *Ceratophysella* et *H. purpurescens* ; les plus résistants sont *A. variabilis*, *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis* (graphique 15).

Il est intéressant de comparer ces résultats avec ceux de W. M. Davies (1928), de Mayer

Source : MNHN, Paris

DURÉES DE SURVIE (EN MINUTES, HEURES ET JOURS) EN FONCTION DE L'HUMIDITÉ RELATIVE DE L'AIR

H. R.	*Typhlogastrura balazuci*	*Schaefferia coeca*	*Schaefferia willemi*	*Ceratophysella bengtssoni*	*Mesachorutes quadriocellatus*	*Mesogastrura ojcoviensis*	*Acherontiella variabilis*
96%	36 à 48 h	24 à 32 h	24 à 36 h	2 à 4 j	∞	∞	∞
90%	24 à 31 h	10 à 15 h	12 à 18 h	30 à 40 h	⩾ 15 j	⩾ 20 j	⩾ 8 j
79%	11 à 18 h	7 à 10 h	9 à 13 h	14 à 20 h	24 à 60 h	4/5 à 10 j	18 à 48 h
76%	10 à 15 h	6 à 10 h	8 à 12 h	12 à 18 h	24 à 40 h	2 à 4 j	14 à 36 h
58%	6 à 10 h	5 à 8 h	6 à 9 h	8 à 12 h	20 à 30 h	36 à 60 h	12 à 24 h
38%	4 à 7 h	3 à 6 h	4 à 6 h	5 à 8 h	16 à 20 h	28 à 40 h	12 à 20 h
13%	1 h 30 à 3 h	1 à 2 h 30	2 à 3 h	1 h 20 à 3 h	9 à 12 h	16 à 20 h	7 à 16 h
5%	30 mn à 1 h 30	30 mn à 1 h 30	30 mn à 1 h 30	30 mn à 1 h 30	7 à 8 h	12 à 14 h	5 à 12 h
0%	30 mn	20 mn	30 mn	30 mn	5 à 7 h	8 à 12 h	3 à 10 h

(1957) et de CHOUDHURI (1963) : *Isotoma viridis, Tomocerus vulgaris, Dicyrtoma minuta, Orchesella villosa* auraient le même comportement devant les variations de l'humidité relative que *T. balazuci* ou *C. bengtssoni ; Sminthurus viridis* et *Entomobrya multifasciata* seraient comparables à *M. quadriocellatus*. Les *Onychiurus* seraient les moins résistants de tous à de basses humidités relatives.

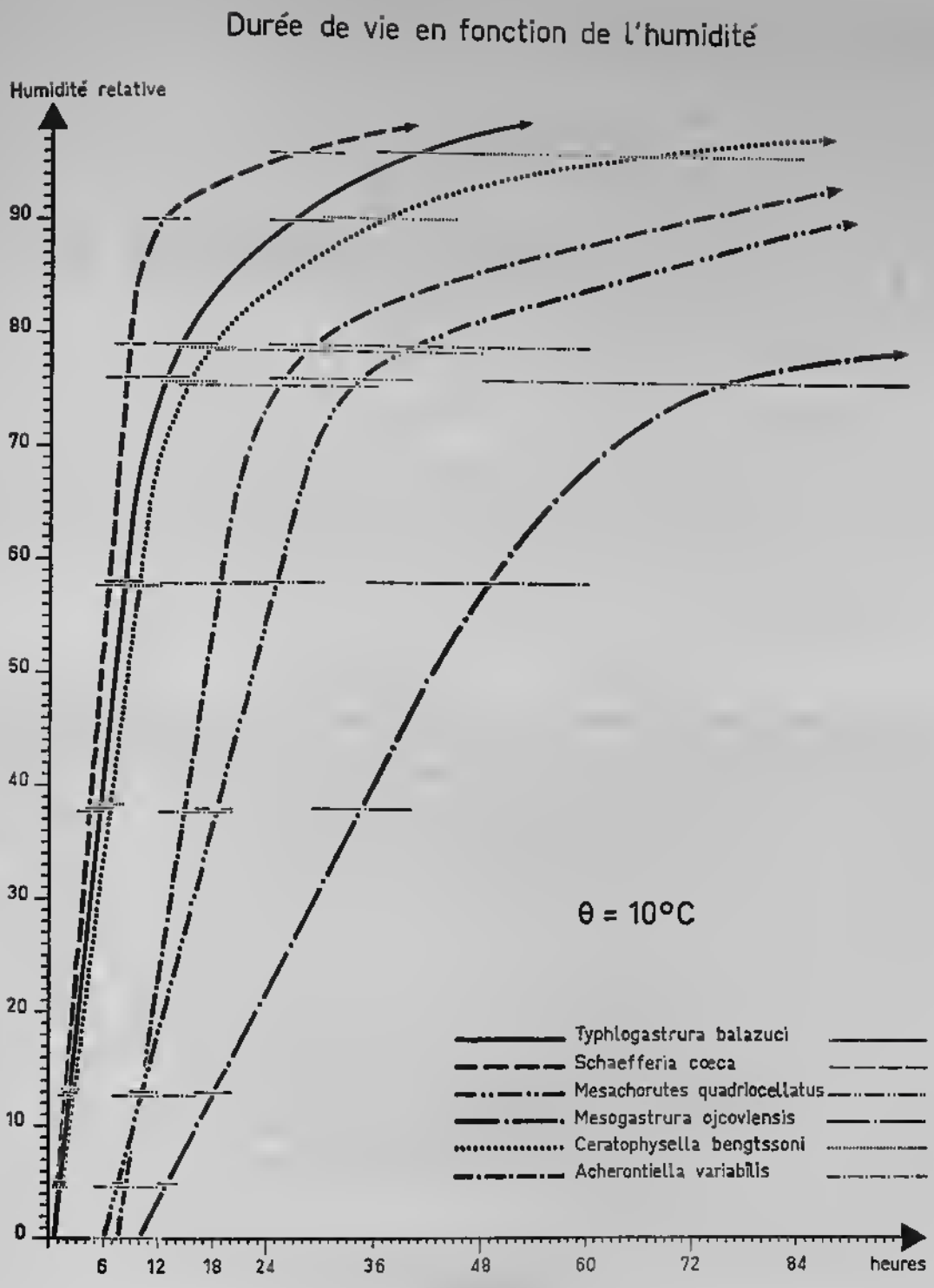
L'optimum hygrométrique se situe entre 98 et 100% pour les *Schaefferia* et *T. balazuci*, entre 97 et 100% pour les *Ceratophysella* et *H. purpurescens* et entre 92 et 98% pour *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis* et *A. variabilis*. Ce sont donc toutes des espèces *sténhygrobies*.

Si l'on fait les mêmes expériences, en donnant de la levure aux animaux, les durées de survie ne changent pratiquement pas ; si par contre, on leur donne un peu d'eau libre, ils en ingurgitent et les durées de survie sont environ doublées. Ceci est dû, d'une part, à l'eau absorbée, qui compense le déficit hydrique et d'autre part, à la légère augmentation de l'humidité relative de l'atmosphère du flacon.

b) Application du concept de disponibilité en eau d'après Vannier

Afin de déterminer ce concept sur des populations « cavernicoles » nous avons procédé à l'analyse du comportement d'une population de *Mesachorutes quadriocellatus* vivant dans le guano de la grotte de la Fagale (Ariège), en collaboration avec G. VANNIER, sur l'extracteur automatique à programmation.

Source : MNHN, Paris



GRAPHIQUE 15.

Source : MNHN, Paris

L'élimination de l'eau par évaporation s'est déroulée dans les conditions thermodynamiques suivantes : θ air ambiant : 15 °C ; turbulence de l'air : 0 m/s ; H.R. air ambiant : 51 % ; θ limite de refroidissement (1) : 12 °C, soit un Δ θ de 3 °C. Nous rappelons que le guano a un caractére trés hygrophile, puisqu'à pF 4,2 (point de flétrissement permanent) il retient encore 141 % d'eau (à titre de comparaison un sol brun calcaire en surface, au même pF, ne retient que 24 % d'eau).

Le séchage de 4 échantillons de guano nous permet de situer les *points de réponse* (ou « points de fuite ») des animaux aux teneurs en eau suivantes :

Échantillons	Teneur en eau initiale %	Nombre d'adultes	Point de réponse teneur en eau %	Nombre d'immatures	Point de réponse teneur en eau %
I	355	1 059	66	733	66
II	367,5	1 811	92	1 668	160
III	379	211	63	65	63
IV	520	368	102	181	84
Total Moyenne		3 449	80,7	2 647	93,2

Une autre expérience fut entreprise dans les mêmes conditions thermodynamiques (teneur en eau initiale de 342 %), en introduisant dans un échantillon de guano de la grotte de la Fagale, 200 *Typhlogastrura balazuci*, espéce troglobie vivant, le plus souvent sur de l'argile, dans la petite grotte du château de Beaumefort (Ardèche) : ils se sont tous enfuis du guano 24 heures seulement aprés le début de l'expérience, alors que la teneur en eau de l'échantillon était encore de 261 % et que le point de fuite des *M. quadriocellatus* contenus dans le même échantillon ne fut atteint que, vers la 106e heure, pour une teneur en eau de 89 %.

Une autre extraction a été effectuée ensuite afin de savoir si la fuite très rapide des *T. balazuci* est due à une très forte hygrophilie de cette espèce, à une répulsion pour le guano, substrat nouveau pour elle, ou à une compétitivité avec les nombreux *M. quadriocellatus* le peuplant. Afin d'éliminer ces deux derniers facteurs, nous avons fait bouillir dans de l'eau un échantillon de guano de la même provenance, puis l'avons lavé jusqu'à ce que l'eau de rinçage soit claire. Les conditions thermodynamiques étant toujours les mêmes, avec une teneur en eau initiale de 538 %, on introduisit 120 *T. balazuci* ; sur ceux-ci, 113 furent récupérés. Le point de fuite fut atteint pour une teneur en eau de 104 % (vers la 184e heure).

Nous avons enfin introduit des *T. balazuci* et des *M. quadriocellatus* dans du guano traité comme pour la précédente extraction. Aucune compétitivité ne fut constatée entre ces deux espèces ; leur point de fuite étant atteint pour une teneur en eau proche. C'est « l'odeur » (fermentation ammoniacale sans doute) qui perturbe les *T. balazuci* introduits dans du guano « brut ».

M. quadriocellatus et *T. balazuci* répondent donc au dessèchement du guano aprés pF 4,2, c'est-à-dire aux mêmes limites que des *Isotomidae* mésophiles et xérophiles et que des *Onychiurus* édaphiques (Vannier, 1967 et 1970), limites inexistantes dans le milieu cavernicole. La fuite

(1) Egale aussi à la température humide du psychromètre.

Source : MNHN, Paris

massive a lieu avant que le point d'hygroscopie maximale ne soit atteint. Ce point est atteint après le départ de l'eau capillaire et au moment où il règne encore dans les interstices de l'échantillon une H.R. égale à 100%. Au delà de ce point, l'échantillon se met en équilibre hygroscopique, lequel est fonction des conditions thermodynamiques environnantes. Aussi, au moment de leur fuite, les animaux sont-ils uniquement affectés par l'augmentation progressive des *forces de liaison* eau-matière. Il est donc permis d'avancer que c'est bien l'impossibilité pour ces animaux d'utiliser l'eau du substrat qui détermine leur fuite. Rappelons que les optimums hygrométriques de ces deux espèces sont respectivement pour les adultes proches de 92 à 98% et de 98 à 100%. Ces valeurs indiquent que leur fuite devient inéluctable aprés le franchissement du point d'hygroscopie maximale pour lequel l'atmosphère dans le guano connaît un déficit en vapeur d'eau toujours croissant, jusqu'à l'équilibre avec celui de l'air ambiant (51% H.R. dans les conditions expérimentales).

Ces animaux sont des *sténhygrobies*, mais, d'après les précédentes expériences, il faut considérer que la limite inférieure de l'humidité relative de l'air ambiant qu'ils peuvent supporter (92 à 98% selon les espèces) n'est qu'exceptionnellement atteinte dans le sol et ses annexes sous nos climats ; cette humidité relative est en effet presque toujours à saturation. Dans un sol desséché expérimentalement (Vannier, 1967 et 1970) où les plantes sont détruites (pF 4,2 : point de flétrissement permanent), les Collemboles répondent à la dessiccation par une réaction de fuite qui les préserve d'une mort certaine par déshydratation. Même soumis à un dessèchement important, le sol, au sens large, constitue toujours un excellent milieu protecteur, car il conserve encore en profondeur des réserves hydriques pouvant être utilisées par les animaux. Ces derniers sont en réalité plus aptes à lutter contre la dessiccation que ne pourraient le laisser supposer les anciens auteurs qui ont, le plus souvent, confondu résistance au dessèchement du substrat et résistance à un déficit hygrométrique de l'air ambiant.

3) VIE ÉPINEUSTIQUE ET AQUATIQUE

Nous avons vu que les œufs peuvent se développer et éclore sans problème sous l'eau, que les premiers stades issus de ces œufs peuvent vivre longtemps immergés puis, que, soit ils meurent, le phénomène de mue se déclenchant mais ils ne réussissent pas à sortir de leur exuvie, soit ils réussissent à muer sous l'eau, à se débarrasser de leur exuvie et à continuer à vivre normalement (petite minorité), soit enfin ils sortent de l'eau, par leurs propres moyens ou parfois aidés par des courants et continuent ensuite à vivre sur l'eau.

Falkenhan (1932) signale que *Sminthurides aquaticus* peut « glisser » dans l'eau et vivre ensuite jusqu'à 4 jours complètement immergé, mais il regagne la surface en général un à deux jours aprés. Franciscolo (1951) a vu des Collemboles cavernicoles se déplacer au fond de l'eau. Delamare Deboutteville (1952) confirme ce fait sur des *Arrhopalites* sp. adultes qui peuvent vivre 17 jours sous l'eau. Pritt (1951) dit avoir obtenu quelques mues de jeunes sous l'eau et indique que si *Ceratophysella armata* peut sortir de l'eau jusqu'à la surface, il ne peut faire le contraire sans garder une pellicule d'air autour du corps. Ruppel (1953) montre que sous l'eau *Onychiurus*, *Tomocerus* et *Orchesella* respirent par l'intermédiaire de la mince pellicule d'air qui les entoure, celle-ci fonctionnant alors comme une « branchie physique » : l'oxygène du manteau d'air utilisé pour la respiration de l'animal est renouvelé par de l'oxygène de l'eau. *Onychiurus* survit 3 jours sous l'eau, *Orchesella* un jour.

Au cours de nombreux élevages sur l'eau, nous avons observé quelques cas de « pénétration active » sous l'eau. Ce phénomène est rarissime car ces animaux sont peu mouillables (hydrophobes) à cause, sans doute, de la couche lipidique de l'épicuticule (Lower, 1958) ; de plus, la tension superficielle de l'eau les repousse. Si nous faisons pénétrer expérimentalement un individu, son corps reste entouré d'un film d'air et souvent il remonte rapidement à la surface. Des *T. balazuci* adultes, retenus expérimentalement sous l'eau, restèrent en vie pendant 36 jours sans muer, des *C. denticulata* survécurent 25 jours. Ces possibilités de survie sous l'eau sont importantes pour la résistance de ces espèces aux inondations temporaires et pour leur dissémination. Quelques rares adultes réussissent à muer sous l'eau : nous l'avons constaté chez

Source : MNHN, Paris

T. balazuci et *S. coeca ;* mais souvent, l'exuviation leur est fatale (mort par épuisement, due sans doute au non dégagement des pattes et du corps de l'exuvie, l'animal restant « empêtré » dedans).

Si donc l'exuviation chez des jeunes et chez des adultes se produit parfois, le plus souvent les animaux survivent sous l'eau un temps double de celui de leur intermue habituel avant de mourir. Il est quand même très intéressant de penser que ces *Hypogastruridae* peuvent effectuer tout leur développement, de l'œuf à la vie adulte, sous l'eau, sans l'intermédiaire d'une couche d'air. Nous pouvons les considérer comme des animaux à vie, ou tout au moins à possibilité de vie, *sub-aquatique.*

Des expériences de marche et de franchissement de ménisques pour sortir d'un plan d'eau faites sur plusieurs jeunes et adultes montrent que les *T. balazuci* et les *Schaefferia* marchent mieux sur l'eau, peuvent y vivre plus longtemps et en sortent plus facilement que les espèces des genres *Ceratophysella* ou *Hypogastrura* (surtout *T. balazuci,* aussi munie d'une assez longue furca lui permettant de quitter un plan d'eau en sautant). Les *M. quadriocellatus* et les *M. ojcoviensis* se « mouillent » plus rapidement que les autres espèces.

D'après les études de Christiansen (1965) et celles de Palévody (1966) sur l'adaptation à la marche sur un substrat mouillé ou à la flottation des *Entomobryinae* pour le premier auteur et de *Folsomia candida* pour le second, nous pouvons dire que la plupart des *Hypogastruridae,* de par la morphologie de leur griffe, sont assez bien adaptés à la marche sur l'eau ou sur substrat humide : cette griffe, de forme assez homogène dans la famille, présente une dent située, soit vers le milieu de sa partie ventrale (certains *Ceratophysella,* les *Schaefferia* et les *Typhlogastrura*), soit au premier tiers apical (les *Hypogastrura,* les *Schoettella,* certains *Ceratophysella,* les *Mesogastrura,* les *Mesachorutes,* les *Acherontiella* et les *Xenylla,* quand bien sûr elle existe) ; la première position constitue un système plus efficace pour assurer la flottation. Chez les *Typhlogastrura* et les *Schaefferia,* la griffe est relativement plus fine et plus longue, ce qui facilite aussi la marche sur l'eau.

Les surfaces cuticulaires de la griffe présentent la même ornementation fine que chez *Folsomia candida ;* or, c'est la connaissance de la structure fine d'un organe qui permet de comprendre son aptitude au mouillage ou non (Palévody, 1968) : la face dorsale présente une cuticule parfaitement lisse ; la crête ventrale de la griffe, ainsi que les arêtes de l'empodium sont marquées par une bandelette de cuticule lisse. Les faces antérieure et postérieure de la griffe, celles de l'empodium et le tubercule empodial ont une cuticule normalement ornementée (nous reviendrons d'ailleurs prochainement sur la structure fine du tégument des *Hypogastruridae*). De plus, la présence de tubercules sur les faces antérieure et postérieure de la griffe favorise la rétention de lames d'air et augmente l'hydrophobie et ainsi la portance. Outre les griffes et la pointe de l'empodium, assurant l'ancrage de l'animal en pénétrant dans l'eau, il faut citer les ergots, sauf s'ils sont capités, les vésicules du tube ventral quand elles sont dévaginées et certaines soies sternales du bout de l'abdomen qui, en traversant de même la surface de l'eau, augmentent également la portance (Palévody, 1968).

Au contraire, chez de nombreux *Hypogastrura, Mesogastrura, Mesachorutes* et *Acherontiella,* la présence d'un ou plusieurs ergots capités sur le tibiotarse, ajoutée à la présence d'une dent dès le premier tiers apical de la griffe, diminue « l'accrochage » de ces espèces à la surface de l'eau et donc leur possibilité de marcher et surtout de franchir des ménisques.

4) ACTION DE LA LUMIÈRE ET PHOTOSTIMULUS

Nous avons constaté, chez toutes ces espèces, une *phototaxie négative :* la lumière entraîne toujours une réaction de fuite assez rapide. Nous avons expérimenté dans un flacon d'élevage dont une partie est éclairée par la lumière du jour, mais à l'abri des rayons directs du soleil, ou par la lumière réfléchie d'une lampe (éclairement ne dépassant pas 2 000 lux) par l'intermédiaire d'un miroir, l'autre partie étant plongée dans l'obscurité par un système de caches. La température est maintenue dans les deux zones aux alentours de 13 °C et l'humidité est à saturation. Les animaux placés dans la partie claire la quittent assez rapidement (1 heure à

Source : MNHN, Paris

6 heures après), ils gagnent la partie sombre et y demeurent la plupart du temps. Placés de suite dans la partie non éclairée, ils y restent.

Des individus élevés expérimentalement à une lumière de faible intensité s'y accoutument et nous n'avons trouvé aucune action de la lumière sur la durée du développement postembryonnaire et sur l'intermue de l'adulte. Seule, la pigmentation est légèrement plus foncée chez les animaux soumis aux rayons lumineux. Parallèlement, certaines populations de *Ceratophysella* se dépigmentent assez vite et deviennent violet-pâle quelques mois après leur mise en élevage à l'obscurité.

La photosensibilité de ces animaux se caractérise donc comme un « comportement à preferendum », dont l'optimum est l'obscurité ou un très faible éclairement. Nous n'avons pas trouvé de différences sensibles et significatives entre les espèces pigmentées et dépigmentées ou entre les espèces à appareil oculaire complet, celles à nombre d'ommatidies réduit et celles anophthalmes. Les cellules sensorielles du tégument sont sans doute influencées par la lumière (sensibilité dermatoptique de V. Graber, 1884). Ces expériences en lumière blanche devront être complétées par des expériences en lumières monochromatiques.

5) ACTION DU JEÛNE

Dans de petits flacons en verre pyrex, à fond garni de sable, le tout préalablement stérilisé à chaud, nous avons soumis isolément des jeunes et des adultes au jeûne total ; l'atmosphère est tenue à saturation en arrosant le sable par de l'eau stérile ; la température est de 10 °C. Le jeûne n'affecte pas le phénomène de mue et les animaux ont tous mué après des intermues sensiblement normaux et égaux à ceux des animaux témoins.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux concernant certains Crustacés (*Crangon ; Ligia*), des larves de *Tenebrio* et certains autres Insectes (Wigglesworth, 1965) qui peuvent muer sans manger. Chez la plupart des Crustacés (Passano, 1960) et chez les Symphyles (Juberthie-Jupeau, 1963) par contre, le jeûne empêche la mue.

6) CONCLUSIONS

L'étude de l'action des facteurs *température* et *humidité* sur la *durée* du développement postembryonnaire et sur l'intermue chez l'adulte de quatorze espèces d'*Hypogastruridae* complète celle menée sur la durée du développement embryonnaire. Nous avons pu classer ces espèces en plusieurs groupes selon leur tendance « troglobie » plus ou moins prononcée.

Le premier, à tendance « troglobie » la plus marquée, comprend *Typhlogastrura balazuci*. Les cinq stades de son développement postembryonnaire ont une durée longue (22 à 30 jours selon les stades à 6 °C ; 8 à 16 jours à 20 °C), la température léthale supérieure la plus basse (20 °C), l'optimum thermique global bas et étroit (6 à 15 °C), l'optimum absolu étant de 10,5 à 11 °C. L'intermue de l'adulte est long (40 jours à 5 °C ; 16,5 jours à 18 °C), sa température léthale supérieure la plus basse (20 à 21 °C), l'optimum thermique global bas et étroit (6 à 15 °C), l'optimum absolu étant de 10,5 °C.

Le second groupe, à tendance « troglobie » légèrement moins prononcée, réunit les *Schaefferia*. Les cinq stades de leur développement postembryonnaire ont une durée assez longue (17 à 30 jours selon les stades et les espèces à 6 °C ; 7 à 12 jours à 20 °C), une température léthale supérieure basse (23 °C), un optimum thermique global bas et étroit (6 à 17 °C en moyenne) ; les optimums absolus vont de 9 à 13 °C selon les espèces. L'intermue des adultes est assez long (30 à 36 jours à 5 °C ; 10 à 11 jours à 18 °C) et présente une température léthale supérieure assez basse (23 à 24 °C), un optimum global bas et étroit (5 à 17 °C en moyenne), l'optimum absolu étant de 9 à 12 °C selon les espèces.

Le troisième groupe, à tendance la plus « épigée », comprend les quatre espèces de *Ceratophysella* et *Hypogastrura purpurescens*. Les 4 stades de leur développement postembryonnaire ont la durée la plus courte (16 à 22 jours selon les stades et les espèces à 6 °C ; 4 à 6 jours à 20 °C),

Source : MNHN, Paris

une température léthale supérieure élevée (28 °C), l'optimum thermique global le plus haut et le plus large (6 à 23 °C), l'optimum absolu étant de 12 à 14 °C selon l'espèce. L'intermue de l'adulte est le plus court (26 jours à 5 °C ; 6 à 7 jours à 18 °C), il a aussi une température léthale supérieure élevée (28 à 30 °C), l'optimum global le plus haut et le plus large (6 à 21 °C en moyenne), l'optimum absolu étant de 11 à 12 °C selon les espèces.

Le quatrième et dernier groupe est formé par les espèces guanobies : *Mesachorutes quadriocellatus*, *Mesogastrura ojcoviensis* et *Acherontiella variabilis*. Ce groupe s'intercale entre les deux précédents avec un caractère un peu plus « hémiédaphique » pour *M. ojcoviensis* et un peu plus « troglobie » pour *A. variabilis*. Les cinq stades du développement postembryonnaire de *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis* ont une durée courte (15 à 26 jours selon les stades et les espèces à 6 °C ; 4 à 8 jours à 20 °C), la température léthale supérieure la plus élevée (27 à 30 °C), un optimum thermique global haut et large (6 à 19 °C en moyenne), l'optimum absolu étant de 11 à 13 °C. L'intermue des adultes est assez court (respectivement 31 et 29 jours à 5 °C ; 8,5 et 8 jours à 18 °C) et présente la plus haute température léthale supérieure (respectivement 29 à 30 °C et 30 à 31 °C), un optimum global assez haut et étroit (6 à 17 °C) ; leurs optimums absolus sont de 10 et 11 °C. La troisième espèce, *Acherontiella variabilis*, présente certains caractères « troglobies » : les cinq stades de son développement postembryonnaire ont une durée longue (28 à 32 jours selon les stades à 6 °C ; 9 à 18 jours à 20 °C), une température léthale supérieure basse (22 °C), l'optimum thermique absolu étant de 10 à 11 °C ; l'intermue de l'adulte est long (36 jours à 5 °C ; 16 jours à 18 °C), sa température léthale supérieure est basse (23 °C), l'optimum absolu étant de 10 °C.

Les jeunes et les adultes de toutes ces espèces ont la même température léthale inférieure (— 2 à — 4 °C environ). Les jeunes ont aussi le même optimum hygrométrique : de 98 à 100% d'humidité relative (95% à 99% pour *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis* et *A. variabilis*) ; chez les adultes, nous trouvons 3 groupes : *T. balazuci* et les *Schaefferia* avec 98 à 100%, les *Ceratophysella* et *H. purpurescens* avec 97 à 100% et *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis*, *A. variabilis* avec 92 à 98%.

Il est à noter que les intermues augmentent depuis la limite supérieure de l'optimum global jusqu'à la température léthale supérieure, légèrement chez *T. balazuci*, *A. variabilis* et *H. purpurescens* pour les 4e et 5e stades et pour l'adulte, ainsi que chez les *Ceratophysella* pour le 4e stade mais fortement pour l'adulte, légèrement chez *M. quadriocellatus* et *M. ojcoviensis* pour les 4e et 5e stades et fortement encore pour l'adulte.

Les températures des biotopes sont pratiquement les mêmes que celles des optimums thermiques trouvés ici.

Les différences entre ces espèces sont assez sensibles, constantes et orientées toujours dans le même sens ; elles permettent de les séparer en groupes à tendance « troglobie » plus ou moins prononcée. Cette séparation « expérimentale » est en concordance avec l'autécologie de ces espèces.

Il y aurait accélération du métabolisme de ces animaux pour les fortes températures et ralentissement pour les basses ; mais il se peut aussi que les variations de l'intermue résultent de l'action directe des températures sur les mécanismes de mue. Aussi, avons-nous essayé d'étudier l'action de la température sur les différentes périodes du cycle du tube digestif afin de déterminer sur quelle période elle agit le plus. Nous avons expérimenté sur des individus placés à 6,5 °C et à 14,5 °C et avons trouvé que l'augmentation ou la diminution de l'intermue se répercute, d'une manière sensiblement égale, sur toutes les périodes du cycle ; ce serait le métabolisme qui serait accéléré ou ralenti.

IV. — ACTION DES FACTEURS INTERNES SUR LE CYCLE D'INTERMUE DES ADULTES

Nous étudierons ici l'influence de l'ablation des antennes et des pattes, celle de l'âge et nous rappellerons celle de la sexualité.

Source : MNHN, Paris

1) INFLUENCE DE L'ABLATION DE L'ANTENNE SUR L'INTERMUE

Nous avons expérimenté sur des animaux adultes placés à 10,5 °C et en humidité saturée. Juste après la mue, nous avons sectionné les deux ou trois articles apicaux d'une antenne sur des *T. balazuci*, des *M. quadriocellatus* et des *C. engadinensis*. Les animaux sont endormis à l'éther acétique ; cette anesthésie n'a pas de répercussion sur l'intermue (concours d'animaux témoins). La mortalité est assez forte chez les animaux opérés (60%), mais chez tous les individus survivants, l'ablation des antennes augmente l'intermue : chez *T. balazuci* 24 jours en moyenne au lieu de 20 pour les témoins, chez *M. quadriocellatus* 21 jours contre 16, chez *C. engadinensis* 18 jours contre 13. L'antenne sectionnée commence à régénérer dès la mue suivante et l'intermue redevient normal quand l'antenne est complètement régénérée (cinq mues après en général).

Ces résultats s'opposent à ceux trouvés chez les Symphyles (JUBERTHIE-JUPEAU, 1963), chez qui l'ablation des antennes produit un stimulus capable de déclencher la mue.

2) INFLUENCE DE L'ABLATION DES PATTES SUR L'INTERMUE

En utilisant le même processus expérimental et en sectionnant une patte par individu (mortalité 20%), on observe le même résultat : l'intermue est augmenté ; ainsi, pour *T. balazuci*, après ablation d'une patte, il passe à 22 jours en moyenne, contre 19 pour les témoins, pour *M. quadriocellatus* 20 jours contre 16, pour *C. engadinensis* 14 jours contre 12.

La régénération des articles manquants de la patte se produit toujours : la section étant pratiquée à l'articulation fémur-tibiotarse, cette régénération porte sur le tibiotarse, le prétarse et la griffe ; elle progresse à chaque mue (Fig. 15). Un bourgeon de cicatrisation se forme après l'ablation. A la mue suivante, un moignon, futur tibiotarse, apparaît, portant de larges poils ; une ébauche de griffe lui fait suite distalement. A la deuxième mue, le tibiotarse continue à prendre forme et sa chétotaxie à se compléter ; on discerne alors le prétarse entre les deux ébauches précédentes sous la forme d'un bourrelet et la griffe se distingue bien, trappue et peu élancée ; l'empodium est parfois développé sous la forme d'un moignon. A la 3e mue après l'ablation, la griffe est plus fine. La régénération est terminée à la 4e ou 5e mue. Le tibiotarse est réduit mais sa chétotaxie est complète comme si sa partie tibiale ne se développait pas ; cela serait à rapprocher de la régénération hypotypique des Symphyles (JUBERTHIE-JUPEAU, 1963).

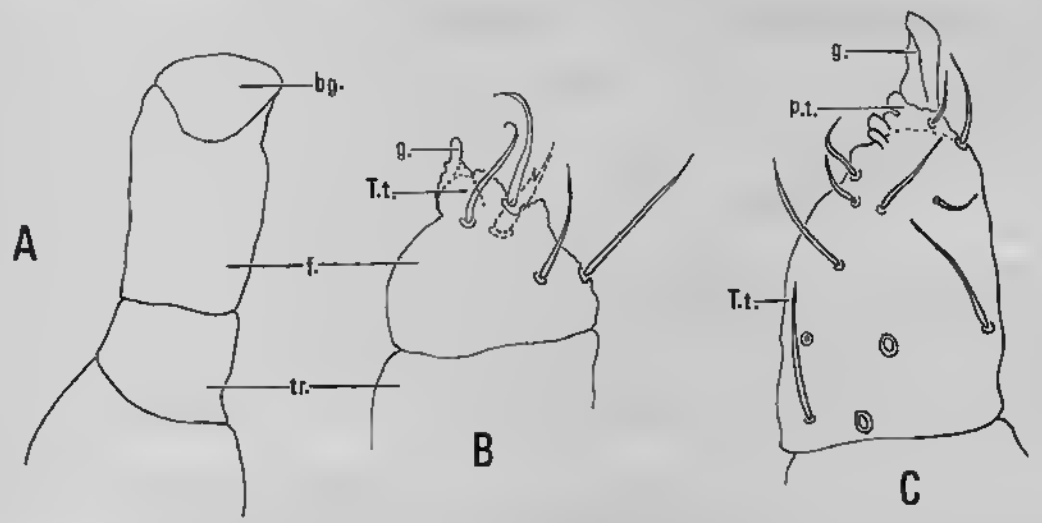


FIG. 15. — Régénération du tibiotarse et de la griffe chez *Typhlogastrura balazuci*. A) 1 jour après l'ablation de la patte (× 125) ; B) 1 mue après l'ablation (× 250) ; C) 3 mues après (× 250).
bg : bourgeon de cicatrisation ; f : fémur ; g : griffe ; p.t : prétarse ; tr : trochanter ; T.t : tibiotarse.

Source : MNHN, Paris

3) INFLUENCE DE L'ÂGE

Nous avons vu que la durée des stades au cours du développement postembryonnaire augmente avec l'âge. Il en est de même, mais de façon moins accentuée (1 à 3 jours sur l'ensemble des intermues), chez les adultes au fur et à mesure qu'ils vieillissent. La variation individuelle augmente aussi avec l'âge.

4) INFLUENCE DE L'ÉTAT SEXUEL

Nous avons vu que chez la femelle la phase de vitellogenèse augmentait de quelques jours la durée de l'intermue.

V. — ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LA REPRODUCTION

1) INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA PONTE

a) Température limite inférieure de la ponte

Elle se situe vers + 1 °C pour les 4 *Ceratophysella*, vers 2 °C pour *H. purpurescens* et vers 5,5 °C pour *T. balazuci*, les *Schaefferia*, *M. ojcoviensis*, *M. quadriocellatus* et *A. variabilis*.

b) Température limite supérieure de la ponte

Elle se situe vers 23 °C pour *H. purpurescens* et les *Ceratophysella*, vers 19 °C pour *A. variabilis*, *M. quadriocellatus* et vers 17 °C pour *T. balazuci*, *M. ojcoviensis* et les *Schaefferia*.

c) Fécondité moyenne des femelles soumises à différentes températures constantes

Nous donnons nos résultats pour trois espèces dans le tableau suivant :

NOMBRE MOYEN D'ŒUFS PAR PONTE EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE

θ° C	0° C	5	6,5	10,5	12	14,5	18	20	25
C. bengtssoni	0	25 ω	36 ω	50 ω	54 ω	60 ω	30 ω	10 ω	0
M. quadriocellatus	0	0	10 ω	20 ω	16 ω	5 ω	2 ω	0	0
T. balazuci	0	0	6 ω	13 ω	16 ω	5 ω	0	0	0

La fécondité de *H. purpurescens* et des trois autres espèces de *Ceratophysella* est très proche de celle de *C. bengtssoni*, celle de *A. variabilis* et des *Schaefferia* est proche de celle de *T. balazuci* et celle de *M. ojcoviensis* proche de celle de *M. quadriocellatus*.

L'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend de 6 à 16 °C environ pour toutes ces espèces, sauf pour les *Ceratophysella* et *H. purpurescens* où elle s'étend alors de 2 à

Source : MNHN, Paris

20 °C. *L'optimum thermique de ponte* va de 10 à 13 °C pour le premier groupe et de 10 à 16 °C pour le second.

2) INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ RELATIVE SUR LA PONTE

L'optimum hygrométrique de ponte se situe entre 98 et 100% ; il est légèrement plus bas (96 à 99%) pour *M. quadriocellatus*.

CONCLUSION

Si l'étude de l'autécologie de diverses espèces de la famille des *Hypogastruridae* ne montre pas de grandes différences au niveau du microclimat de chaque biotope (humidité le plus souvent à saturation et température voisine de 10 °C), par contre les habitats sont plus divers et on peut classer ces espèces en quatre groupes que l'on retrouve tout au long de l'étude :

1) les hémiédaphiques avec les espèces des genres *Ceratophysella* et *Hypogastrura ;*

2) les euédaphiques-troglophiles avec les espèces du genre *Schaefferia ;*

3) les troglobies avec *Typhlogastrura balazuci ;*

4) les guanobies-pholéophiles avec *Mesogastrura ojcoviensis, Mesachorutes quadriocellatus* et *Acherontiella variabilis.*

Du point de vue morphologique, les hémiédaphiques ont une pigmentation bien développée, 8 + 8 cornéules et en général une longue furca ; les euédaphiques et les troglobies ont un tégument presque dépigmenté, des cornéules régressées (de 5 + 5 à 0 + 0) et une furca courte pour les espèces européennes du genre *Schaefferia*, relativement longue pour *T. balazuci ;* chez les guanobies, le pigment a totalement disparu (*A. variabilis*) ou est réduit à l'aire oculaire, les cornéules sont régressées (2 + 2 à 0 + 0) et la furca est relativement longue (*M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus*) ou totalement disparue (*A. variabilis*).

Du point de vue biologique, les hémiédaphiques ont un cycle vital et une longévité relativement courts ; ils atteignent rapidement la maturité sexuelle et pondent de nombreux œufs assez petits ; leurs développements embryonnaire et postembryonnaire sont rapides et l'intermue de l'adulte est court ; les euédaphiques et les troglobies ont un long cycle vital et une plus grande longévité, ils atteignent la maturité sexuelle moins rapidement et pondent peu d'œufs mais ceux-ci sont volumineux (surtout pour l'espèce troglobie *T. balazuci*) ; leurs développements embryonnaire et postembryonnaire, ainsi que l'intermue de l'adulte, sont plus longs ; les guanobies s'intercalent entre ces deux groupes avec une tendance un peu hémiédaphique pour *M. ojcoviensis* et plus « troglobie » pour *M. quadriocellatus* et surtout pour *A. variabilis.* L'action des facteurs du milieu confirme cette division en quatre groupes.

Si toutes ces espèces peuvent être considérées comme *eurythermes* (limites des températures compatibles avec la vie : + 2 à + 20 °C), elles doivent l'être aussi comme *sténhygrobies* (limites inférieures d'humidité relative de l'air ambiant compatible avec la vie, proches de 97 à 98% en général et de 92% pour les trois espèces guanobies) et cela même pour les espèces hémiédaphiques. Ces limites ne sont qu'exceptionnellement atteintes dans le sol et ses annexes sous nos climats; l'humidité relative de la mince couche d'air au contact du substrat dans laquelle vivent ces Collemboles est en effet presque toujours à saturation. Même soumis à un fort dessèchement, le sol, en profondeur, constitue toujours un excellent milieu protecteur, grâce à ses réserves hydriques utilisables par ces animaux. Ceux-ci sont plus aptes à lutter contre la dessiccation qu'on n'avait pu le penser ; il ne faut pas confondre, en effet, résistance au dessèchement du substrat et résistance à un déficit hygrométrique de l'air ambiant.

Source : MNHN, Paris

Il est important de savoir que ces animaux peuvent aussi effectuer leur développement embryonnaire puis postembryonnaire sous l'eau, sans l'intermédiaire d'une pellicule d'air entre leur cuticule et l'eau, comme c'est le cas lorsqu'ils pénétrent dans ce milieu. Nous pouvons donc les considérer comme des animaux *sub-aquatiques*.

Comme le pensait déjà Linnaniemi (1912) les Collemboles actuels dérivent de souches humicoles (hémiédapbiques). Une partie des *Hypogastruridae* le sont restés, d'autres ont peuplé les milieux proches (mousses, sol, sous-sol, cavernes). Cette « colonisation » a été possible grâce à leur polyphagie, leurs caractères physiologiques et leur faculté d'adaptation écologique. Ce sont tous, en effet, des « candidats euédaphiques ou cavernicoles » en puissance. Les espèces du genre *Schaefferia* ont colonisé le milieu souterrain (euédaphon et cavernes) relativement récemment (post-glaciaire) ; il en est de même pour le genre *Typhlogastrura* qui a colonisé le milieu cavernicole.

Lors de l'établissement d'une classification des animaux « souterrains », on ne doit pas se fonder uniquement sur les caractères morphologiques, souvent incomplets et parfois en voie d'évolution. Il faut tenir compte des caractères biologiques et, si possible, de l'action des facteurs du milieu sur ceux-ci.

Chez les *Hypogastruridae*, les vrais troglobies sont rares ; ils ont les caractéristiques de troglobies « récents » et sont phylogénétiquement reliés à des formes hémiédaphiques qui ne portent pas trace d'adaptation souterraine et possèdent seulement des caractères paléogénétiques anciens, liaison qui s'effectue parfois par l'intermédiaire de formes euédaphiques portant des traces d'adaptation souterraine (caractères néogénétiques de spécialisation).

Par ailleurs, nous connaissons la grande ancienneté des familles de Collemboles puisque Delamare Deboutteville et Massoud (1967) ont classé *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926, Collembole fossile du Dévonien, au voisinage de la famille actuelle des *Neanuridae*, ce qui fait reculer d'autant l'origine des Collemboles. Les *Hypogastruridae* sont eux aussi de véritables « fossiles vivants ». Leur possibilité de vie *sub-aquatique* permet de mieux imaginer la vie de ces animaux dans les sols marécageux des forêts du Carbonifère. A l'apparition des Angiospermes (fin du Crétacé inférieur) la forêt feuillue, au sol couvert d'humus, s'est développée. Les Poduromorphes en général et les *Hypogastruridae* en particulier, ont alors colonisé le sol, le sous-sol et ses annexes, en occupant ainsi les *places disponibles*. Certains ont fait souche, plus récemment (post-glaciaire), dans le milieu cavernicole.

Ce sont tous des *reliques*, c'est-à-dire des types d'animaux dont l'évolution s'est arrêtée ou du moins fort ralentie. Leurs larges aptitudes éco-physiologiques leur ont permis de traverser les éres géologiques, du primaire jusqu'à nos jours, en conservant le faciés de leurs lointains ancêtres.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous avons établi une comparaison entre des espèces édaphiques et des espèces « cavernicoles » de la famille des *Hypogastruridae*. Nous avons ainsi étudié leurs biotopes et leurs cycles vitaux, leur nourriture, leurs prédateurs, puis leur morpbologie, leur biologie et l'influence, sur cette dernière, des facteurs du milleu.

***

La premlère partie traite des stations de récolte, des cycles vitaux, de la nourriture et des prédateurs de vingt espèces.

Dans les grottes, la température du microclimat de nos stations, relativement profondes, est très proche de celle du climat général de chaque grotte. Ces températures sont comprises entre 8 et 12°C, avec une moyenne annuelle de 10°C ; l'amplitude annuelle est de 3°C en général (1°C au minimum et 6°C au maximum) ; les amplitudes journalières sont pratiquement nulles. Les légères variations annuelles sont sans action sur la densité et la composition des populations.

L'bumidité relative de l'air, à 5 cm de la surface des stations est comprise entre 95 et 100% ; la valeur moyenne annuelle est proche de la saturation (99% environ). Nous pouvons considérer que l'humidité relative de la mince couche d'air (1 mm) au contact du substrat humide sur lequel ces espèces vivent et se déplacent est, la plupart du temps, à saturation et que les variations microclimatiques sont plus atténuées que dans l'air ambiant puisque les conditions thermodynamiques de cette couche d'air sont le plus souvent stables.

La teneur en eau du guano varie, dans nos stations, de 300 à 600% par rapport au poids sec. Le pouvoir maximum de rétention en eau du guano est proche de 1 000% (90% par rapport au poids bumide). Les *Hypogastruridae* guanobies, *Mesachorutes quadriocellatus* par exemple, préfèrent un guano moyennement imbibé d'eau (vers 400%) et délaissent un guano détrempé (à partir de 700% environ).

Les populations sont toujours constituées de jeunes et d'adultes ; il y a des premiers stades toute l'année, donc constamment des pontes. Le pourcentage d'adultes (6e stade et au-delà) est en général de 60% (de 35% pour *Typhlogastrura balazuci* et *Schaefferia coeca* à 70% pour *M. quadriocellatus*) ; ces différences s'expliquant principalement par les diverses durées du développement postembryonnaire et par la longévité de chaque espèce. Il faut remarquer que toute l'année le nombre des adultes est pratiquement proportionnel au nombre de jeunes. Les variations de densité des populations les plus notables sont dues à des phénomènes hydrologiques (gros orage, ruissellement important).

Le microclimat de nos stations édaphiques, y compris litière, humus et mousses humides et celul des grottes sont assez semblables. Ces stations sont bien abritées du soleil et du vent et sont le plus souvent humides. A — 5 cm, les températures moyennes annuelles sont proches de 10°C ; les amplitudes annuelles sont de 5 à 10 °C, les amplitudes journalières de 1 à 6 °C. L'bumidité relatlve varie de 85 à 100%. Là aussi, la mince couche d'air dans laquelle vivent les Collemboles est le plus souvent proche de la saturation. L'étude des populations endogées est plus délicate car elles sont, en général, moins concentrées et, durant les périodes rigoureuses, elles migrent souvent et ll est difficile de se prononcer sur leur absence ou non.

Ces animaux sont actifs à n'importe quelle heure du jour et de la nult ; ils ont des périodes d'immobilité assez longues, surtout les *Mesogastrura ojcoviensis*.

On découvre des « zones de mues », le plus souvent dans les fentes rocheuses et dans le guano.

Les *Hypogastruridae* sont *polyphages ;* ils se nourrissent de débris organiques : bois, excréments, petits cadavres d'Insectes, mycélium et spores de champignons. Ils sont aussi limivores et absorbent du limon enrichi par des bactéries en substances azotées et en facteurs de croissance. Les espèces guanobies et guanophiles se nourrissent principalement de guano de Chauve-souris insectivores. Les *Hypogastruridae* se rencontrent isolément dans le sol et dans les grottes, mais ils sont le plus souvent concentrés sur des sources de nourriture ; celle-ci semble être le facteur primordial de la répartitlon de ces espèces, les seuils léthaux de température et d'humidité n'étant à peu près jamais atteints dans la nature. Ces animaux ont aussl besoin d'eau libre, le plus souvent sous la forme d'un film à la surface du substrat : ils sont hygrophiles et hydrophiles.

Leurs prédateurs sont surtout des Coléoptères, des Chilopodes, des Opilions, des Diploures *Japygidae*, des Acariens libres et des Aranéïdes.

Source : MNHN, Paris

***

La deuxième partie porte sur la *morphologie des adultes* qui est assez homogène dans son ensemble. Seuls, l'appareil visuel, la pigmentation, la furca et les épines anales présentent des variations importantes. Les genres hémiédaphiques bien pigmentés *(Hypogastrura, Ceratophysella* et *Schoettella)* ont le plus souvent 8 + 8 cornéules, leur furca est allongée et leurs épines anales le sont ou non selon les genres et les espèces. Les genres euédaphiques — « cavernicoles » plus ou moins dépigmentés *(Schaefferia, Typhlogastrura, Mesogastrura* et *Mesachorutes)* ont un nombre de cornéules réduit de 5 + 5 à 0 + 0 selon l'espèce, leur furca et leurs épines anales sont bien développées ou régressées selon les genres et les espèces. Les *Acherontiella* sont totalement dépigmentés, ils n'ont ni cornéules, ni furca et leurs épines anales ont le plus souvent disparu.

La forme générale, la granulation tégumentaire, l'organe antennaire III sont identiques chez tous les *Hypogastruridae.*

La plupart des autres caractères présentent de légères variations, constantes, de détails : présence ou non d'ergots capités au tibiotarse, formes de l'empodium, de la griffe, de l'organe postantennaire, du mucron, longueur de l'épine anale. Ces caractères anciens *(paléogénétiques)* tiennent à des causes phylogénétiques.

Par contre, la pigmentation, l'appareil oculaire (dont la régression a été étudiée), la longueur de la furca, stables chez les hémiédaphiques en général et chez les guanobies *Acherontiella,* ne le sont pas chez les euédaphiques- « cavernicoles ». Ce sont des caractères d'acquisition récente ou actuelle *(néogénétiques).*

Tous ces précédents caractères sont, pour la plupart, dirigés par l'évolution phylétique sous contrôle de la sélection ; ce sont des caractères adaptatifs. Par contre, la chétotaxie peut être considérée comme un caractère non-adaptatif sur lequel on peut s'appuyer pour démêler les principales lignées généalogiques.

Cette étude nous a permis de déterminer cinq lignées principales chez les *Hypogastruridae* : la première, avec pour ancêtre hémiédaphique une forme proche de *Ceratophysella engadinensis,* aboutit aux euédaphiques-troglophiles *Schaefferia;* la deuxième, avec pour ancêtre une forme proche de *Ceratophysella armata* ou de *C. tuberculata,* arrive aux troglobies *Typhlogastrura ;* ces deux lignées sont très proches l'une de l'autre ; la troisième, avec comme ancêtre une forme proche de *Schoettella inermis,* aurait donné les *Mesogastrura ;* la quatrième, partant d'une forme proche de *Schoettella ununguiculata,* aboutit aux *Mesachorutes ;* la troisième et la quatrième lignées, très proches l'une de l'autre, dérivent elles-mêmes d'un ancêtre commun sans doute proche de *Hypogastrura manubrialis* actuel ; enfin, la cinquième lignée, aboutissant aux *Acherontiella,* se serait séparée beaucoup plus anciennement d'un ancêtre hémiédaphique proche de certains *Xenylla* actuels.

***

La troisième partie porte sur la *biologie* de ces espèces. Les genres troglobies *(Typhlogastrura)* et euédaphiques-troglobiles *(Schaefferia)* ont les mêmes processus biologiques que ceux des genres hémiédaphiques *(Ceratophysella* et *Hypogastrura),* les différences portent uniquement sur les *durées* qui sont plus longues chez les euédaphiques et surtout chez les troglobies : longévité plus grande (en moyenne un an contre 8 mois) ; cycle vital plus long (4 à 5 mois contre 2 à 3 mois) ; maturité sexuelle plus tardive (à 3 ou 3,5 mois contre 1,5 ou 2 mois) ; durée de l'ovogenèse deux fois plus longue (bien que le stock d'ovogonies à la naissance soit à peu près le même, il est 4 fois moindre à la maturité sexuelle chez les hémiédaphiques ; par contre, chez ces derniers, un plus grand nombre d'ovocytes subissent les phases de prévitellogenèse puis de vitellogenèse, ce qui finalement donne une ponte plus abondante chez ceux-ci que chez les « cavernicoles ») ; dépôt des spermatophores et ponte des œufs plus espacés (2 mois contre moins d'un mois). Les *T. balazuci* et les *Schaefferia* pondent une quinzaine de gros œufs (⌀ : 200 à 260 μ) par ponte ; les *Ceratophysella* et les *Hypogastrura* pondent de 40 à 50 petits œufs (⌀ : 150 μ) par ponte ; le groupe des guanobies *(M. ojcoviensis, M. quadriocellatus* et *A. variabilis)* pond une vingtaine d'œufs (⌀ : 180 μ).

La durée du développement embryonnaire est plus longue chez les troglobies, les euédaphiques et certains guanobies *(A. variabilis* et, à un degré moindre, chez *M. quadriocellatus)* que chez les hémiédaphiques (1 à 1,5 mois contre 20 à 26 jours) ; il en est de même pour la durée du développement postembryonnaire (2,5 à 3 mois contre 1,5 mois). Il n'y a pas d'autre différence dans la croissance, tant du point de vue morphologique que chétotaxique ou linéaire dans cette famille. Chez toutes ces espèces, la plupart des organes ont déjà à la naissance la même forme et sont en même nombre que chez l'adulte ; on n'y observe ensuite que des variations de taille. Les seuls organes apparaissant au fur et à mesure de la croissance, c'est-à-dire à chaque mue, sont : les sensilles de l'article antennaire IV, le mamelon

Source : MNHN, Paris

génital et sa fente (qui sont visibles au 4e stade) et la coloration pigmentaire qui devient de plus en plus foncée au fur et à mesure que l'animal vieillit. La chétotaxie est définitive dès le premier stade pour la tête et le 6e segment abdominal ; celle des autres articles, segments et organes, se complète à chaque mue. Les deux premiers stades ont une chétotaxie à peu près semblable, incomplète ; au troisième stade, il s'y ajoute quelques poils et elle est complète et définitive à partir du quatrième ou cinquième, sauf pour le mamelon génital pour lequel elle n'est définitive que vers le sixième ou septième stade. La croissance est forte aux trois premières mues. La valeur moyenne des taux d'accroissement chez les jeunes (premier au quatrième stades inclus) est de 1,24 ; on peut les considérer comme constants, la règle de Dyar se vérifiant. La croissance linéaire est discontinue puisqu'elle est conditionnée par des mues. Mais la tête et surtout le thorax et l'abdomen grandissent légèrement aussi entre les mues.

L'intermue de l'adulte est plus long chez les troglobies, les euédaphiques et les guanobies que chez les hémiédaphiques (une vingtaine de jours contre une dizaine ou une quinzaine). En relation avec le phénomène de mue, le renouvellement du mésentéron et l'expulsion de l'ancien se produisent tout au long de la vie ; c'est un phénomène excréteur. La prise de nourriture est intermittente : après l'exuviation a lieu la première période de jeûne, le nouveau mésentéron n'étant pas encore fonctionnel ; il le devient ensuite et c'est alors la période d'alimentation ; enfin, quelques jours avant l'exuviation suivante se déroule la deuxième période de jeûne correspondant à la dégénérescence de l'épithélium du mésentéron et à la formation d'un nouvel épithélium grâce aux divisions des « cellules de remplacement » éparses le long de l'intestin moyen. Les différences entre espèces hémiédaphiques et euédaphiques portent uniquement sur la *durée* des périodes successives du cycle du mésentéron. La ponte ou le dépôt des spermatophores se déroule en général au milieu de l'intermue. Les graphiques 9 et 10 établissent un parallèle schématique entre la vie de *Typhlogastrura balazuci* (troglobie) et de *Ceratophysella engadinensis* (hémiédaphique).

***

La quatrième partie étudie l'*influence des facteurs du milieu sur la biologie* de ces animaux. L'étude de l'action des facteurs température et humidité sur les développements embryonnaire et postembryonnaire et sur l'intermue des adultes de quatorze espèces d'*Hypogastruridae*, a mis en évidence des différences portant sur la *durée* de ces périodes. Nous avons pu ainsi classer ces espèces en plusieurs groupes selon leurs tendances « troglobies » plus ou moins prononcées. Cette séparation « expérimentale » concorde bien avec l'autécologie de ces espèces.

Le premier, à tendance « troglobie » la plus marquée, comprend *Typhlogastrura balazuci*. Ses œufs ont le développement le plus long (2 mois à 8°C ; 36 jours à 12°C), un optimum thermique global étroit et faible (8 à 12°C), la température léthale supérieure la plus basse (21°C). Les cinq stades de son développement postembryonnaire et l'intermue de l'adulte sont longs (22 à 34 jours selon les stades à 6°C ; 8 à 17 jours à 20°C), leur température léthale supérieure est la plus basse (20 à 21°C), leur optimum thermique global bas et étroit (6 à 15°C).

Le second groupe, celui des *Schaefferia*, est formé d'espèces euédaphiques-troglophiles. Chez elles aussi, les œufs présentent une température léthale supérieure basse (21°C), un optimum thermique global étroit et faible (8 à 15°C), mais la durée de leur développement est plus courte (de 29 à 38 jours selon l'espèce à 8°C ; de 19 à 25 jours à 12°C). Les cinq stades de leur développement postembryonnaire et l'intermue de l'adulte sont assez longs (17 à 33 jours selon les stades et les espèces à 6°C ; 7 à 12 jours à 20°C), leur température léthale supérieure est basse (21 à 23°C), leur optimum thermique global bas et étroit (5 à 17°C en moyenne).

Le troisième groupe, à tendance la moins « troglobie », comprend les quatre espèces de *Ceratophysella* et *Hypogastrura purpurescens ;* ce sont des hémiédaphiques pouvant être considérées comme troglophiles au sens large et, pour certaines d'entre elles, comme guanophiles. Leurs œufs ont des optimums thermiques globaux larges et élevés (8 à 18 °C), une forte température létbale supérieure (28 °C) et un développement rapide pour les *Ceratophysella* (un mois à 8 °C, 20 jours à 12 °C et 11 jours à 18 °C), légèrement plus lent pour *H. purpurescens* (un mois à 8 °C, 22 jours à 12 °C et 14 jours à 18 °C). Les quatre stades de leur développement postembryonnaire et l'intermue de l'adulte sont les plus courts (16 à 23 jours selon les stades et les espèces à 6 °C, 4 à 7 jours à 20 °C), leur température léthale supérieure est élevée (28 à 29 °C), leur optimum thermique global le plus haut et le plus large (6 à 22 °C en moyenne).

Le quatrième groupe, celui des espèces guanobies-pholéophiles : *Mesogastrura ojcoviensis*, *Mesachorutes quadriocellatus* et *Acheronliella variabilis*, s'intercale entre le précédent et celui des *Schaefferia*. Leurs œufs ont un optimum thermique global assez large et élevé (8 à 17°C), une température léthale supérieure forte pour les deux premières (26 à 27 °C), basse néanmoins pour *A. variabilis* (23 °C). Alors que chez *M. ojcoviensis* la durée du développement est proche de celle de *H. purpurescens* (un

Source : MNHN, Paris

mois à 8 °C ; 21 jours à 12 °C et 12 jours à 18 °C), *M. quadriocellatus* et *A. variabilis* ont un développement plus lent (respectivement 40 et 42 jours à 8 °C ; 24 et 27 jours à 12 °C ; 16 et 20 jours à 18 °C) proche de celui des *Schaefferia*. Les cinq stades de leur développement postembryonnaire et l'intermue de l'adulte sont assez courts pour *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus* (15 à 30 jours selon les stades et les espèces à 6 °C ; 4 à 12 jours à 20 °C), mais longs pour *A. variabilis* (28 à 32 jours selon les stades à 6 °C ; 9 à 18 jours à 20 °C) ; la température léthale supérieure est la plus élevée (27 à 31 °C) pour *M. ojcoviensis* et *M. quadriocellatus*, mais basse (22 °C) pour *A. variabilis* ; l'optimum thermique global est baut et large pour les jeunes (6 à 19 °C en moyenne) et plus étroit (6 à 17 °C) pour les adultes.

Les œufs de toutes ces espèces ont le même optimum hygrométrique (H.R. : 98 à 100%), la même température léthale inférieure (0 à — 1°C), la même limite inférieure de leur optimum thermique global (8°C) et des optimums thermiques absolus proches les uns des autres (9 à 12°C).

Les températures de leurs biotopes sont pratiquement celles de leurs optimums thermiques absolus respectifs. Ces animaux sont *eurythermes* (possibilité de vie : de + 2 à + 20 °C).

Les jeunes et les adultes ont la même température léthale inférieure (— 2 à — 4°C environ). Les jeunes ont le même optimum bygrométrique (H.R. : 98 à 100% ; 95 à 99% pour *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis* et *A. variabilis*) ; chez les adultes, nous trouvons trois groupes : *T. balazuci* et les *Schaefferia* (H.R. : 98 à 100%), les quatre *Ceratophysella* et *H. purpurescens* (H.R. : 97 à 100%) et *M. quadriocellatus*, *M. ojcoviensis*, *A. variabilis* (H.R. : 92 à 98%). Ce sont donc toutes des espèces *sténhygrobies*. Mais il faut préciser que la limite inférieure de l'humidité relative de l'air ambiant qu'elles peuvent supporter n'est qu'exceptionnellement atteinte dans le sol et ses annexes sous nos climats ; cette humidité relative est en effet presque toujours à saturation. Même soumis à un dessèchement important, le sol constitue toujours un excellent milieu protecteur, puisqu'il conserve encore en profondeur des réserves hydriques utilisables par les animaux. Ces derniers sont plus aptes à lutter contre la dessiccation que l'on aurait pu le penser, à cause de la confusion faite, le plus souvent, entre résistance au dessèchement du substrat et résistance à un déficit hygrométrique de l'air ambiant.

De plus, il est important de savoir qu'ils peuvent effectuer leur développement embryonnaire puis postembryonnaire *sous l'eau*. Les adultes peuvent vivre aussi sous l'eau et y muer, cela plus difficilement. Nous pouvons considérer ces animaux comme *sub-aquatiques*.

L'ablation d'une antenne ou d'une patte augmente l'intermue. Ce dernier augmente aussi, mais très légèrement, avec l'âge et, cbez la femelle, lors de la phase de vitellogenèse. Toutes ces influences agissent sur le métabolisme.

L'échelle des températures compatibles avec la ponte s'étend de 6 à 16°C environ pour toutes ces espèces, sauf pour les *Ceratophysella* et *H. purpurescens* où elle s'étend de 2 à 20°C. L'optimum tbermique de ponte va de 10 à 13°C pour le premier groupe et de 10 à 16°C pour le second. L'optimum hygrométrique de ponte se situe entre H.R. : 98 à 100% (96 à 99% pour *M. quadriocellatus*).

***

La possibilité de vie *sub-aqualique* de ces animaux permet de mieux imaginer leur vie dans les forêts du Carbonifère au sol marécageux. A l'apparition de la forêt feuillue (fin du Crétacé inférieur), au sol couvert d'humus, les Poduromorphes en général et les *Hypogastruridae* en particulier, ont alors colonisé le sol, le sous-sol et ses annexes, en occupant les *places disponibles*. Cette expansion a été possible grâce à leur polyphagie, leurs caractères pbyslologiques et leur faculté d'adaptation écologique ; ce sont tous en effet des « candidats euédaphiques ou cavernicoles » en puissance. Certaines espèces ont colonisé le milieu souterrain (euédaphon et cavernes) plus récemment (post-glaciaire). Cbez les *Hypogastruridae* les vrais troglobies sont rares ; ils ont des caractères de troglobies « récents » et sont phylogénétiquement rellés à des formes hémiédapbiques.

Ce sont tous des *reliques* dont les larges aptitudes éco-physlologiques ont permis de traverser les ères géologiques en conservant le faciès de leurs lointains ancêtres.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY

In studying the autecology of various species within the Family *Hypogastruridae*, no great differences were found with respect to the microclimates of the different biotopes (humidity generally at saturation level ; temperature close to 10°C) ; but the habitats exhibit greater diversity, and one can classify the species in four groups consistently found throughout the study :

1) Hemiedaphic species (the species of the genera *Ceratophysella* and *Hypogastrura)* ;
2) Euedaphic-troglophil species (species of the genus *Schaefferia*) ;
3) Troglobic species *(Typhlogastrura balazuci)* ;
4) Guanobic-pholeophil species *(Mesogastrura ojcoviensis, Mesachorutes quadriocellatus* and *Acherontiella variabilis).*

From a morphological point of view, the hemiedaphic species have well developed pigmentation, 8 + 8 cornulae and (usually) a long furca ; the euedaphic species and the troglobic species have an almost depigmented integument, reduced cornulae (5 + 5 to 0 + 0) and either a short furca (European species of the genus *Schaefferia*) or a relatively long one *(T. balazuci)* ; the guanobic species have totally lost their pigment *(A. variabilis)* or it is restricted to the ocellar area, the cornulae are reduced (2 + 2 to 0 + 0) and the furca is either long *(M. ojcoviensis* and *M. quadriocellatus)* or completely absent *(A. variabilis).*

From a biological point of view, the hemiedaphic species have a relatively short life-cycle and longevity ; they rapidly reach sexual maturity and lay large numbers of fairly small eggs ; embryonic and post-embryonic development is rapid and the inter-moult period of the adult is short. The euedaphic and troglobic species have a long life-cycle and greater longevity ; they reach sexual maturity less rapidly and lay only a few eggs, though these are voluminous (particularly those of the troglobic species *T. balazuci*) ; the embryonic and post-embryonic developmental periods, along with the inter-moult period of the adult, are longer. The guanobic species lie between these two groups ; *M. ojcoviensis* exhibits a slight hemiedaphic tendancy, whilst *M. quadriocellatus* and (particularly) *A. variabilis* are more « troglobic ». The action of environmental factors confirms this division into four groups.

All of these species can be considered as *eurythermic* (temperature limits compatible with survival : + 2°C to + 20°C), and they are also *stenhygrobic* (lower limits of ambient relative humidity of the air compatible with survival : R.H. : 97-98% in general and 92% for the 3 guanobic species). The latter even applies to the hemiedaphic species. In our climatic conditions, these conditions are only exceptionally reached in the soil and its adjacent zones. The relative humidity of the thin layer of air in contact with the substrate in which these Collembola live is, in actual fact, almost always at saturation level. Even when subjected to pronounced dessication, the lower layers of the soil always constitute an excellent protective environment, owing to the hydric reserves which can be utilised by these animals. They are in fact more able to combat dessication than was previously thought. However, one must not confuse resistance to dessication of the substrate with resistance to a hygrometric deficit of the ambient air.

It is important to realise that these animals can also undergo embryonic and post-embryonic development *under water*, whithout an intermediate layer of air between the cuticle and the water, as is present when they enter this medium. We can therefore consider them as *sub-aquatic* animals.

As was postulated by Linnaniemi (1912), the recent Collembola are derived from humicole (hemiedaphic) stocks. A proportion of *Hypogastruridae* have remained this type ; others have colonised adjacent environments (mosses, soil, sub-soil, caverns). This process of « colonisation » was possible because of their polyphagic habits, their physiological characteristics and their faculty for ecological adaptation. They are all, in effect, outstanding « euedaphic or cavernicole candidates ». The species of the genus *Schaefferia* have colonised the subterranean zone (euedaphic zones and caverns) relatively recently (post-glacial times) ; the same applies to the genus *Typhlogastrura*, which has colonised the cavernicole zone.

In establishing a classification of the « subterranean » species, one should not rely exclusively upon morphological characters, which are often incomplete and sometimes still in the process of evolu-

Source : MNHN, Paris

tion. One must take into account biological characters, and—if possible—the action of environmental factors on these characters.

Among the *Hypogastruridae*, true troglobic species are rare ; they exhibit « recent » characteristics of troglobic adaptation and they are phylogenetically related to hemiedaphic forms which carry no trace of subterranean adaptation and only possess ancient paleogenetic characters. This relationship is sometimes confirmed by intermediate forms which are euedaphic and exhibit traces of subterranean adaptation (neogenetic characters of specialisation).

In addition, we already know that the Families of the Collembola are extremely ancient. Delamare Deboutteville and Massoud (1967) have classified *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulick, 1926, a Devonian fossil Collembolan, close to the living Family *Neanuridae*, thus taking the origin of the Collembola at least that far back. The *Hypogastruridae* are also veritable « living fossils ». Their capacity for *sub-aquatic* life permits one to imagine more clearly the life of these animals on the swampy soils of Carboniferous forest. With the appearance of the Angiosperms (end of lower Cretaceous), there was development of a leafy forest with a soil covered by humus. The Poduromorphs in general, and the *Hypogastruridae* in particular, have consequently colonised the soil, the sub-soil and adjacent zones, occupying the available niches. Certain forms have more recently (post-glacial period) taken to living in cavernicole environments. These species represent *relics ;* that is, they are animal types whose evolution has been arrested (or at least greatly slowed down) and which have preserved the features of their distant ancestors.

Source : MNHN, Paris

ZUSAMMENFASSUNG

Das Studium der Autökologie verschiedener Arten der *Hypogastruridae* zeigt im Mikroklima eines jeden Biotops keine großen Unterschiede (Feuchtigkeit meist in Saturation, Temperatur um + 10°C) ; die besiedelten Wohnstätten dagegen sind unterschiedlicher und man kann die Arten in vier Gruppen aufteilen, welche im Verlaufe dieser Untersuchung immer wieder in Erscheinung treten :

1. die hemiedaphischen Arten der Gattungen *Ceratophysella* und *Hypogastrura ;*
2. die euedaphisch-troglophilen mit der Gattung *Schaefferia ;*
3. die troglobionten mit *Typhlogastrura balazuci ;*
4. die guanohionten-pholeophilen mit *Mesogastrura ojcoviensis, Mesachorutes quadriocellatus* und *Acherontiella variabilis.*

Vom morphologischen Gesichtspunkt aus gesehen haben die hemiedaphischen Collembolen eine gut entwickelte Pigmentierung, 8 + 8 Augenflecke und im allgemeinen eine lange Furca (Springgabel) ; die euedaphischen und troglobionten Arten haben ein fast depigmentiertes Tegument und zurückgebildete Augenflecke (von 5 + 5 bis 0 + 0) : Die Furca ist bei den europäischen Arten der Gattung *Schaefferia* kurz, aber ziemlich lang bei *T. balazuci ;* bei den guanobionten Arten ist die Pigmentierung völlig verschwunden *(A. variabilis)* oder auf die Augenregion reduziert mit gleichzeitig zurückgebildeten Augenflecken (2 + 2 bis 0 + 0) und einer langen Furca *(M. ojcoviensis* und *M. quadriocellatus) ;* bei *A. variabilis* fehlt die Furca vollkommen.

Vom biologischen Gesichtspunkt aus gesehen haben die hemiedaphischen Arten einen relativ kurzen Entwicklungszyklus und eine ebenso kurze Lebensdauer ; sie erreichen schnell die Fortpflanzungsfähigkeit und legen zahlreiche kleine Eier ; ihre Embryonal- und Postembryonalentwicklung erfolgen schnell und das Zwischenhäutungsstadium der Imagines ist ebenfalls kurz. Die euedaphischen und troglobionten Arten haben einen langen Entwicklungszyklus und eine längere Lebensdauer. Sie erlangen ihre Fortpflanzungsfähigkeit weniger schnell und legen wenig, aber relativ große Eier (insbesondere *T. balazuci*). Ihre embryonale und postembryonale Entwicklung sowie das Zwischenhäutungsstadium der Imagines sind ebenfalls länger. Die guanobionten Arten liegen zwischen diesen beiden Gruppen mit einer leichten hemiedaphischen Tendenz für *M. ojcoviensis* und mehr troglobionten für *M. quadriocellatus* und vor allem *A. variabilis.* Der Einfluß der Umweltfaktoren bestätigt diese Aufteilung in vier Gruppen.

All diese Arten sind als *eurytherm* zu betrachten (mit einer Lebensfähigkeit bei Temperaturen von + 2° bis + 20°C) ; sie sind aber auch gleichzeitig *stenogrobiont* (untere relative Feuchtigkeitsgrenze der umgebenden Luft von 97 bis 98%, im allgemeinen 92% für die drei guanobionten Arten), dies gilt auch für die hemiedaphischen Arten. In unseren Breiten werden diese Grenzen im Boden und seiner Umgebung nur ausnahmsweise erreicht. Die relative Feuchtigkeit der dünnen, mit dem Substrat in Kontakt befindlichen Luftschicht, in welcher diese Collembolen leben, ist in der Tat fast immer in Saturation. Selbst bei einer starken Austrocknung bildet der Boden in der Tiefe durch die von den Collembolen verwendbaren Wasserreserven stets ein ausgezeichnetes Protektionsmilieu. Diese Tiere sind gegen eine Bodenaustrocknung viel widerstandsfähiger, als man zu glauben wagte, und es ist wichtig, nicht zu verwechseln zwischen : Widerstandsfähigkeit gegenüber einer Substrataustrocknung und Widerstandfähigkeit gegenüber einem Feuchtigkeitsverlust der umgebenden Luft.

Es ist auch wichtig zu wissen, daß diese Tiere ihre embryonale und postembryonale Entwicklung auch *unter Wasser* vollziehen können, ohne daß eine schützende Lufthülle sie vom Wasser isoliert, wie es z.B. der Fall ist, wenn sie normalerweise ins Wasser gelangen. Wir können diese Tiere also als *semi-aquatisch* betrachten.

Wie bereits Linnaniemi (1912) vermutete, leiten sich die heutigen Collembolen von humicolen (hemiedaphischen) Stämmen ab. Ein Teil der *Hypogastruridae* ist dies auch geblieben, andere haben nächstliegende Milieus wie Moospolster, den Boden selbst und Höhlen besiedelt. Diese Besiedlungsausdehnung war vor allem durch ihre Polyphagie, ihre physiologischen Merkmale und ihre ökologischen Adaptationsfähigkeiten möglich. Sie sind nämlich tatsächlich alle « Kandidaten » für ein euedapisches

Source : MNHN, Paris

bzw. cavernicoles Milieu. Die Arten der Gattung *Schaefferia* haben unterirdische Biotope (Euedaphon und Höhlen) erst vor nicht allzu langer Zeit (in der Nacheiszeit) besiedelt ; das gleiche gilt für die Gattung *Typhlogastrura*, die ebenfalls in Höhlenbiotope eindrang.

Beim Versuch einer Klassifizierung von Höhlentieren darf man sich nicht nur auf morphologische Merkmale berufen, die oft unvollständig sind und gelegentlich einer evolutiven Modifikation unterliegen, sondern es ist notwendig, auch biologische Merkmale zu berücksichtigen und wenn möglich, auch den Einfluß der Umweltfaktoren heranzuziehen.

Bei den *Hypogastruridae* sind wirklich echte troglobionte Arten selten, sie haben Merkmale von « rezenten » Troglobionten, haben phylogenetisch eine Bindung an hemiedaphische Formen ohne Höhlenanpassung und besitzen nur früh-palaeogenetische Merkmale, eine Verbindung, welche sich gelegentlich über euedaphische Formen mit Höhlenlebenadaptation (neogenetische Spezialisationsmerkmale) vollzieht.

Andererseits kennen wir die frühe Spezialisierung der Collembolen, denn Delamare Deboutteville und Massoud (1967) haben den fossilen Springschwanz aus dem Devon *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, 1926, in die Nähe der heutigen Familie der *Neanuridae* gestellt, was den Ursprung der Collembolen weit zurückversetzt. Die *Hypogastruridae* sind ebenfalls wahrhaft « lebende Fossilien ». Ihre Möglichkeit einer *semi-aquatischen* Lebensweise erlaubt uns eine Vorstellung ihres Lebens auf den Sumpfböden der Karbonwälder. Beim Auftreten der Angiospermen (Ende der unteren Kreide) entwickelte sich der Laubwald und ein humusbedeckter Boden. Die *Poduromorpha* im allgemeinen, insbesondere aber die *Hypogastruridae*, besiedelten den Boden einschließlich seiner unteren Schichten und besetzten so die neuen Nischen. Einige haben dabei in neuerer Zeit (Postglazialzeit) das Höhlenmilieu besiedelt. Es handelt sich dabei um Relikte, d. h. um Tiertypen, deren Evolution stillsteht bzw. stark verlangsamt ist und die das Aussehen ihrer Vorfahren konserviert haben.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

AGRELL (I.), 1941. — Zur Ökologie der Collembolen. *Lund Op. entomo., suppl.* 3 : 1-236.

AGRELL (I.), 1948. — Studies on the postembryonic development of Collemboles. *Arkiv for Zoologie, Stockholm*, 14 A, n° 12 : 1-35.

ANDRIEUX (C.), 1965. — Sur la mesure précise des caractéristiques météoclimatologiques souterraines. *Ann. Spéléo.*, XX, 3 : 319-340.

ANDRIEUX (C.), 1969. — Contribution à l'étude du climat des cavités naturelles des massifs karstiques. *Thèse d'Université, Bordeaux*, 1969, n° 59 : 1-247.

BARETH (C.), 1964. — Structure et dépôts des spermatophores chez *Campodea remyi*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 259 : 1572-1575.

BARETH (C.), 1969. — Structure et évolution de l'intestin moyen de *Campodea remyi* Denis en fonction de l'intermue. *Ann. Spéléo.*, 24, 3 : 603-612.

BELLINGER (P. F.), 1960. — Possible Adaptative Coloration in Poduroid Collembola. *Ent. News.*, LXXI, 10 : 254-256.

BERNARD (F.), 1937. — Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. biol. Fr. et Belg., Suppl.*, 23 : 1-162.

BITSCH (J.), 1967. — Le cycle de ponte chez les Machilides (Insecta Thysanura). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 264 : 257-260.

BITSCH (J.), 1968. — Sur les phénomènes de résorption d'oocytes chez les Machilis (Insectes Thysanoures). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 93, 3 : 385-395.

BOELITZ (E.), 1933. — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Collembolen. *Zool. Jahr.*, 57 : 375-432.

BONET (F.), 1930. — Remarques sur les Hypogastruriens cavernicoles avec descriptions d'espèces nouvelles (Collemboles). *Eos. (Madrid)*, 6 : 113-139.

BONET (F.), 1931. — Estudios sobre Colémholos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española. *Men. Soc. españ. Hisl. nalur.*, 14 : 231-403.

BRITT (N. W.), 1951. — Observations on the life history of the Collembolan *Achorutes armalus*. *Trans. amer. Micr. Soc.*, 70 : 119-132.

CASSAGNAU (P.), 1959. — Faune française des Collemboles (IX). Les *Hypogastrura* s.l. du massif du Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Remarques sur la chétotaxie des espèces. *Vie el Milieu*, IX : 476-503.

CASSAGNAU (P.), 1961. — Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses des Collemboles. *Hermann, Paris* : 1-235.

CASSAONAU (P.) & JUBERTHIE (Ch.), 1967. — Structures nerveuses, neurosécrétions et organes endocrines chez les Collembolcs. (I). Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 103, 1-2 : 178-222.

CASSAONAU (P.) & RAYNAL (G.), 1964. — Contribution à l'étude des Écomorphoses : I. Développement comparé de deux races d'*Hypogastrura tullbergi*. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, I, 1 : 1-20.

CASSAGNAU (P.) & ROUQUET (O.), 1962. — Les Collemboles édaphiques du Jardin Botanique de Toulouse. Essai de Biocénotique dynamique. *Pedobiologia*, 2 : 15-40.

CHANG (S. L.), 1966. — Some physiological observations on two aquatic Collembola. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 85 (3) : 359-371.

CHOUDHURI (D. K.), 1963. — Temperature and its effects on the three species of the genus *Onychiurus*, Collembola. *Proc. Zool. Soc.*, 16, 1 : 97-117.

CHOUDHURI (D. K.), 1963. — Effect of some physical factors on the genus *Onychiurus*. *Proc. Nat. Acad. Sci. India*, B. 33 : 539-546.

CHRISTIANSEN (K.), 1961. — Convergence and parallelism in cave *Entomobryinae*. *Evolution*, XV, 3 : 288-301.

CHRISTIANSEN (K.), 1964. — Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Entomo.*, 9 : 147-178.

CHRISTIANSEN (K.), 1965. — Behavior and form in the evolution of cave Collembola. *Evolution*, 19, 4 : 529-537.

COIFFAIT (H.), 1958. — Les Coléoptères du sol. *Vie el Milieu; Suppl.*, 7 : 1-204.

DALLAI (R.), 1966. — L'ultrastructure dell'intestino di *Orchesella villosa*. *Ann. dell'Isl. Mus. Zool. Univ. Napoli*, XVII, 5 : 1-16.

Source : MNHN, Paris

DAVENPORT (C. B.), 1903. — The Collembola of Cold Spring Beach, with special reference to the movements of the *Poruridae*. *Cold Spring Harbor Monogr.*, 2 : 1-32.

DAVIDSON (J.), 1933. — Effect of rainfall-evaporation ratio on insects inhabiting the soil surface. *Nature*, 131 : 837-837.

DAVIDSON (J.), 1934. — The « Lucerne Flea » *Smynthurus viridis* in Australian. *Conf. sc. Ind. Res.*, 79 : 1-66.

DAVIES (W. M.), 1928. — The effect of variation in relative humidity on certain species of Collembola. *British Jour. Exp. Biol.*, 6, 1 : 79-86.

DAVIES (W. M.), 1930. — The influence of humidity on Collembola. *Rep. agric. Conf. Minist. agric.* : 1-46.

DAVIS (R.) & HARRIS (H.), 1936. — The biology of *Pseudosinella violenta*, with some effects of temperature and humidity on its life stages. *Iowa St. Coll. J.*, 10 : 421-429.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1948. — Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. *Arch. Zoo. Exp. et Géné.*, 85, 5 : 261-425.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu; Suppl.* 1 : 1-360.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1952. — Données nouvelles sur la Biologie des animaux cavernicoles. *Notes Biosp.*, VII : 15-20.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.) & MASSOUD (Z.), 1967. — Un groupe panchronique : les Collemboles. Essai critique sur *Rhyniella praecursor*. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)*, 3 (3) : 625-629.

DRACH (P.), 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Insl. Océan.*, 19, 3 : 103-392.

DRACH (P.), 1944. — Étude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 78 : 40-62.

DYAR (H. G.), 1890. — The number of molts of Lepidopterus larvae. *Psyche*, V : 420-422.

FAGE (L.), 1935. — Remarque sur la mue des Crustacés. *Arch. Mus. Nal. Hist. Nal.*, 6e s., XII : 363-375.

FALKENHAN (H. H.), 1932. — Biologische Beobachtungen an *Sminthurides aquaticus*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, 141 : 525-580.

FERNALD (H. T.), 1890. — The relationships of Arthropods. *St. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ.*, 4 : 431-513.

FEUSTEL (H.), 1958. — Untersuchungen über die Exkretion bei Collembolen. *Zeit. wiss. Zool.*, 161 ; 1-2 : 209-238.

FOLSOM (J. W.) & WELLES (M. U.), 1906. — Epithelial Degeneration, Regeneration and Secretion in the Mid-Intestine of Collembola. *Univ. Illinois Bull.*, IV : 99-127.

FRY (F. E. J.), 1947. — Effects of the environment on the animal activity. *Publ. Ontario, fisch. res. Lab.*, 68 ; 55 : 1-66.

GINET (R.), 1960. — Écologie, Éthologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipodes). *Ann. Spéléo.*, XV, 1 et 2 : 127-376.

GISIN (H.), 1943. — Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursions gebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.*, 50, 4 : 131-224.

GISIN (H.), 1949. — Notes sur les Collemboles avec description de 14 espèces et d'un genre nouveau. *Mill. Schw. Ent. Ges.*, 22 : 385-410.

GISIN (H.), 1960. — Collembolenfauna Europas. *Genève :* 1-312.

GISIN (H.), 1967. — La systématique idéale. *Zeits. Zool. Sysl. Evolut.*, 5, 2 : 111-128.

GOUNOT (A.-M.), 1967. — La Microflore des limons argileux souterrains : son activité productrice dans la biocœnose cavernicole. *Ann. Spéléo.*, XXII, 1 : 23-146.

GRABER (V.), 1884. — Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits-und Farbensinnes der Tiere. *Prag und Leipzig.*

GUTHRIE (J. E.), 1906. — Studies of the Collembolan eye. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 13 : 239-243.

HALE (W. G.), 1965. — Observation on the breeding biology of Collembola. I and II. *Pedobiologia*, 5 : 146-152 et 161-177.

HALE (W. G.), 1965. — Post-embryonnic development on some species of Collembola. *Pedobiologia*, 5 : 228-243.

HALE (W. G.) & SMITH (A. L.), 1966. — Scanning Electron Microscope studies of cuticular structures in the genus *Onychiurus* (Collembola). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, III, 3 : 343-354.

HANSTRÖM (B.), 1940. — Inkretorische Organe. Simmesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Senska Vel.-Akad. Handl.*, 18 (8) : 1-266.

HARKER (J. E.), 1958. — Diurnal rythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.*, 33, 1 : 1-52.

Source : MNHN, Paris

HERRIOT (F.), 1966. — La grotte des Excentriques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, 39 : 153-172.
HOWE (R. W.), 1967. — Temperature effects on embryonic development in Insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 12 : 15-42.
JEANNEL (R.), 1926. — Faune cavernicole de la France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. *Paris :* 1-334.
JEANNEL (R.), 1928. — Monographie des *Trechinae* (III). *L'Abeille*, XXXV : 1-808.
JEANNEL (R.), 1942. — La genèse des faunes terrestres. *P.U.F.* : 1-514.
JEANNEL (R.), 1949. — Les Fossiles vivants des cavernes. *Gallimard, Paris*, 6e édition : 1-321.
JEANNEL (R.), 1954. — Anophthalmie et cécité chez les Coléoptères souterrains. *Notes Biosp.*, IX : 89-95.
JEANNEL (R.), 1965. — La genèse du peuplement des milieux souterrains. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 2, 1 : 1-22.
JOOSSE (N. G.), 1966. — Pitfall-Trapping as a method for studying surface dwelling Collembola. *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 55, 5 : 587-596.
JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1963. — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. *Arch. Zool. Exp. Géné.*, 102, 1 : 1-172.
JURA (C.), 1957. — The alimentary canal of *Tetrodontophora bielanensis* (Collembola) and the regeneration of the mid-gut epithelium. *Bull. Ent. Pologne, Wroclaw*, 27 : 85-89.
KEVAN (Mc.) édit., 1955. — Soil Zoology. *Proc. Univ. Noll. Londres* : 1-511.
KRZYSZTOFOWICZ (A.), 1967. — Spermatogenesis in *Tetrodontophora bielanensis*. *Zesz. Nauk. Univ. Jagiell., Zool.*, 13 : 27-69.
KRZYSZTOFOWICZ (A.), 1967. — Postembryonic development of male reproductive system in *Tetrodontophora bielanensis*. *Acta biol. Cracov. Zool*, X : 289-299.
LAMOTTE (M.), 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. *Masson, Paris* : 1-144.
LARSEN (J. R.), 1960. — The use of Holmes'Silver Stain on Insect Nerve Tissue. *Stain technology*, 35, 4 : 223-224.
LÉCAILLON (A.), 1901. — Recherche sur l'ovaire des Collemboles. *Arch. Anat. Micr.*, 4 : 471-610.
LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.), 1902. — Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen chez quelques Arthropodes. *Arch. Zool. Exp. Géné.* N. et R. 3 : 1-6.
LERUTH (R.), 1939. — La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 87 : 1-506.
LINDENMANN (W.), 1950. — Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen. *Rev. suisse Zool.*, 57 : 353-428.
LINNANIEMI (W. M.), 1912. — Die Apterygotenfauna Finlands II. Spezieller Teil. *Acta Soc. Sci. Fenn.*, 40 (5) : 1-361.
LIPOVSKY (L. J.), 1951. — Collembola as food for chiggers (Acarina ; *Trombiculidae*). *J. Parasitol.*, 37 : 324-325.
LOWER (H. F.), 1958. — The integuments of two Apterygota, *Clenolepisma longicaudata* and *Smynthurus viridis*, *J. Morpho.*, v. 103, n° 2 : 331-352.
LUBBOCK (J.), 1873. — Monograph of the Collembola and Thysanura. *Roy. Soc. London :* 1-276.
MACLAGAN (D. S.), 1932. — An ecological study of the « Lucerne Flea ». I et II. *Bull. enlom. Res.*, 23 : 101-145 et 151-190.
MARLIER (G. J.), 1941. — Les organes photorécepteurs des Insectes Aptilotes. *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 72, 3-4 : 204-236.
MARSCHALL (G.) & KEVAN (D. K. McE.), 1962. — Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida*. *Canad. Entomo.*, 94, 6 : 575-586.
MASSOUD (Z.), 1967. — Monographie des *Neanuridae*, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. *Biol. Amer. Auslr.*, 3 : 1-399.
MASSOUD (Z.), 1969. — Étude de l'ornementation épicuticulaire du tégument des Collemboles au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 268 : 1407-1409.
MAYER (H.), 1957. — Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. *Zool. Jahrb.*, 85 : 501-570.
MIKULSKI (J.) & WOSIAK (A.), 1960. — The influence of temperature upon development of *Hypogastrura manubrialis*. *Zeszy. Nauk. Univ. Toruniu, Nauki Mat.-Pizyrod. Biol.* : 71-75.
MILNE (S.), 1960. — Studies on the life histories of various species of Arthropleone Collembola. *Proc. Ent. Soc. London*, A, 35 : 133-140.
MOTAS (C.), DECOU (V.) & BURGHELE (A.), 1967. — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléo.*, XXII, 3 : 475-522.
NASONOV (N.), 1887. — Sur la morphologie des Insectes inférieurs. Lepisma, Campodea et Lipura. *Trudy Lab. zool. Muz.*, 3 (1) : 15-86.
NORDBERG (S.), 1936. — Biologisch-Ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. *Acta Zool. Fenn.*, 21-Helsingfors : 1-168.

Source : MNHN, Paris

Paclt (J.), 1956. — Biologie der primär flügellosen Insekten. *Jena, Fischer :* 1-128.

Palévody (Cl.), 1966. — Adaptation du Collembole troglophile *Folsomia candida var. distincta* aux conditions de vie de l'épineuston. *Butt. Sc. Bourgogne,* XXIII : 153-193.

Palévody (Cl.), 1968. — Aspects et répartition de formations épicuticulaires inframicroscopiques chez 3 Collemboles. *C. R. Acad. Sc. Paris,* t. 267 : 214-217.

Palévody (Cl.), 1969. — Données sur l'ovogenèse d'un Collembole *Isotomidae* parthénogénétique. *C. R. Acad. Sc. Paris,* t. 269 : 183-186.

Poggendorf (D.), 1956. — Uber rhythmische sexuelle Aktivität und ihre Beziehungen zu Haütung und Haarhildung hei arthropleonen Collembolen. *Naturwiss.,* 42, 2 : 45-45.

Poole (T. B.), 1959. — Studies on the food of Collembola in Douglas fir plantation. *Proc. Zool. Soc. London,* 132 : 71-82.

Prowazek (S.), 1900. — Bau und Entwicklung der Collembolen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien,* 12 : 335-370.

Racovitza (E. G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospeologica I. Arch. Zool. Exp. et Géné.* IVe s. ; VI : 371-488.

Racovitza (E. G.), 1929. — Evolutia si problemele ei. *Cluj., Astrea :* 1-183.

Rath (O. vom), 1890. — Ueher die Fortpflanzung der Diplopoden. *Ber. Naturforsch. ges. Freiburg,* 5 : 1-1.

Raven (C. P.), 1961. — Oogenesis. *Pergamon Press :* 1-274.

Ripper (W.), 1930. — Champignon-Springschwänze. Biologie und Bekämpfund von *Hypogastrura manubriatis* Tullb. *Z. angew. Entomol.,* 16 : 546-584.

Rokstein (M.), 1964. — The Physiology of Insecta ; I, II et III. *Acad. Press.*

Rouch (R.), 1968. — Contrihution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés-Copépodes). *Ann. Spéléo.,* 23 ; 1 : 1-167.

Rousset (A.), 1967. — Quelques aspects du climat de la grotte d'Autheuil. *Ann. Spéléo.,* XXII, 2 : 269-295.

Saudray (Y.), 1961. — Recherches hiologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes. *Mém. Soc. Lin. Normandie,* 2 : 5-126.

Schliwa (W.), 1965. — Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenhildung bei Collembolen. *Zool. Jb. Anat.,* 82 : 445-520.

Sharma (G. D.) & Kevan (D. K. McE.), 1963. — Ohservations on *Isotoma notabitis, Folsomia similis, Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collemhola) in Eastern Canada. *Pedobiologia,* 3 : 34-74.

Simon (H. R.), 1964. — Zur Ernährungsbiologie collembolenfangender Arthropoden. *Biol. Zentral.,* 83-3 : 273-296.

Sommer (A.), 1885. — Uber *Macrotoma plumbea.* Beiträge zur Anatomie der Poduriden. *Z. wiss. Zool.,* 41 : 683-718.

Stach (J.), 1949. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of Insects (Families *Neogastruridae* and *Brachystomettidae*). *Acta monogr. Mus. Hist. natur. Krakow.,* 2 : 1-341.

Strebel (O.), 1929. — Biologische und physiologische Untersuchungen an *Hypogastrura purpurascens* und *Sminthurus niger* (Apt. Coll.). *Zool. Anz.,* 84, 5-6 : 97-107.

Strebel (O.), 1932. — Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. *Z. Morphol. Okol. Tiere,* 25 : 31-153.

Strebel (O.), 1965. — Weitere Beiträge zur Apterygotenfauna des Siehengehirges. *Decheniana,* 118 : 93-106.

Teissier (G.), 1931. — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. St. Biol. Roscoff,* 9 : 29-238.

Thibaud (J.-M.), 1963. — Description d'une espèce nouvelle de Collemholes de Lorraine *Xenylla lotharingiae* n.sp. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.,* 2e série, 35, 4 : 361-369.

Thibaud (J.-M.), 1967. — Contribution à l'étude du développement postemhryonnaire chez les Collemholes *Hypogastruridae* épigés et cavernicoles (première note). *Ann. Spéléo.,* 22, 1 : 167-198.

Thibaud (J.-M.), 1967. — Description d'une espèce nouvelle de Collemboles *Acherontiella cassagnaui* n.sp. *Ann. Spéléo.,* 22, 2 : 393-400.

Thibaud (J.-M.), 1967. — Structure et régression de l'appareil visuel chez les *Hypogastruridae* (Collemholes) épigés et cavernicoles. *Ann. Spéléo.,* 22, 2 : 407-416.

Thibaud (J.-M.), 1968. — Contribution à l'étude de l'action des facteurs température et humidité sur la durée du développement embryonnaire des Collemholes *Hypogastruridae. Rev. Ecol. Biol. Sol,* 5, 1 : 55-62.

Thibaud (J.-M.), 1968. — Contrihution à l'étude de l'action des facteurs température et humidité sur

Source : MNHN, Paris

la durée du développement postembryonnaire et de l'intermue de l'adulte chez les Collemboles *Hypogastruridae*. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 5, 2 : 265-281.

THIBAUD (J.-M.), 1968. — Cycle du tube digestif lors de l'intermue chez les *Hypogastruridae* (Collemboles) épigés et cavernicoles. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 5, 4 : 647-655.

THIBAUD (J.-M.), 1969. — Étude chronologique du fonctionnement de l'ovaire chez les *Hypogastruridae* (Insectes Collemboles) cavernicoles et épigés : *Typhlogastrura balazuci* et *Ceratophysella engadinensis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 268 : 2483-2484.

THIBAUD (J.-M.), 1969. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire chez les Collemboles *Hypogastruridae* épigés et cavernicoles (suite). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 6, 2 : 209-220.

TULLBERG (T.), 1872. — Sveriges Podurider. *Svenska Vel.-Akad. Handl.*, 10 (10) : 1-70.

VANDEL (A.), 1964. — Biospéologie. La biologie des Animaux cavernicoles. *Gauthier-Villars, Paris* : 1-619.

VANNIER (G.), 1967. — Définition des rapports entre les microarthropodes et l'état hydrique des sols. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 265 : 1741-1744.

VANNIER (G.), 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Dans P.B.I. ; R.C.P. 40. Ed. du C.N.R.S., Paris : 23-258.

VANNIER (G.) et THIBAUD (J.-M.), 1968. — Le concept de disponibilité en eau appliqué à une population de Collemboles *Hypogastruridae* vivant dans le guano de grotte. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 267 : 778-781.

WIGGLESWORTH (V. B.), 1965. — The principles of Insect Physiology. 6e éd. : 1-741.

WILLEM (V.), 1897. — Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. *Ann. Soc. entomol. Belg.*, 41 : 225-226.

WILLEM (V.), 1900. — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mem. Acad. r. Sci. Belg.*, 58 : 1-144.

WILSON (E. O.), 1950. — Notes on the food habits of *Strumigenys louisianae* (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, 45 : 85-86.

WINTER (L. de), 1913. — Études sur l'ovogenèse chez les Podures. *Arch. Biol.*, 28 : 107-227.

WINSTON (P. W.) et BATES (D. H.), 1960. — Satured solutions for the control of humidity in Biological Research. *Ecology*, 41, n° 1 : 232-237.

YOSII (R.), 1960. — Studies on the Collembolan genus *Hypogastrura*. I. *Amer. Midl. Nat.*, vol. 64, n° 2 : 257-281.

YOSII (R.), 1961. — Phylogenetische Bedeutung der Chaetotaxie bei den Collembolen. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 12 : 1-37.

YOSII (R.), 1962. — Studies on the Collembolan genus *Hypogastrura*. II. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 13 : 1-25.

ZIEGLER (H. E.) et RATH (O. vom), 1891. — Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. *Biol. Zentral.*, 11 : 372-389.

Pierre André Impressions, 3, rue Leverrier, Paris (6e)
Dépôt légal : 3e trimestre 1970

Source : MNHN, Paris